LOT
16/3

L'ORIGINE ET L'ÉVOLUTION DE LA VIE

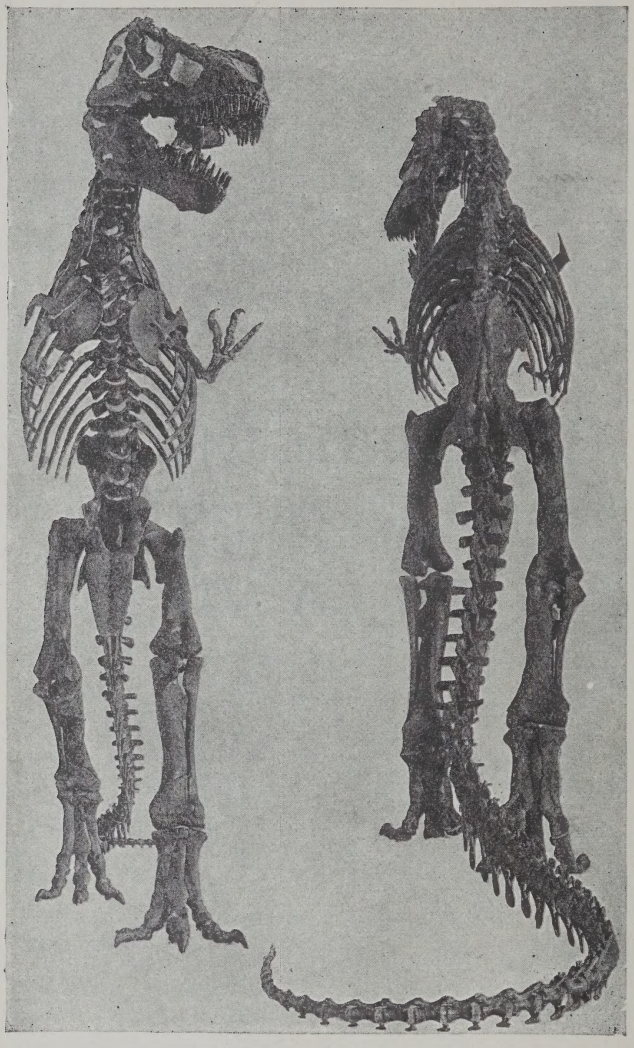


Fig. I. — TYRANNOSAURUS REX, le roi des Dinosauriens tyrannosaures. Apogée, parmi les Reptiles carnivores, d'un mécanisme très complexe, adapté à capter, accumuler et transformer l'énergie. Contemporain des grands Dinosauriens herbivores qu'il a détruits. D'après un squelette de 55 mètres de hauteur, monté au Muséum américain d'Histoire naturelle. Voir p. 197 et p. 195, fig. 86.

Biol
O

HENRY FAIRFIELD OSBORN

L'ORIGINE ET L'ÉVOLUTION DE LA VIE

ÉDITION FRANÇAISE AVEC PRÉFACE ET NOTES

PAR

FÉLIX SARTIAUX

126 ILLUSTRATIONS ET FIGURES

174390
9.10.2

MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VIe)
1921

Tous droits de reproduction, de traduction et d'adaptation réservés pour tous pays.

PRÉFACE DU TRADUCTEUR

Les problèmes de l'origine et de l'évolution de la vie peuvent être abordés par plusieurs grandes voies : la physique et la chimie terrestres, la paléontologie, la morphologie, l'embryologie, la physiologie, la biochimie, les grandes théories de la biologie générale. D'excellents ouvrages (1) ont fait connaître au public éclairé l'état actuel de la plupart de ces sciences. Mais jusqu'ici aucune coordination n'avait été tentée pour rassembler toutes ces données, pour les exposer dans leur ensemble. Une telle synthèse, qui exige à la fois des connaissances particulières approfondies et l'aptitude aux idées générales, est peut-être prématurée, mais elle n'est pas vaine ; car les diverses disciplines se prêtent mutuellement appui, leur rapprochement fait apparaître des analogies et des parallélismes féconds ; la multiplicité des points de vue et surtout l'introduction des méthodes d'une science dans une autre sont de grands moteurs de l'invention. Cette synthèse est en tout cas la tâche essentielle de la philosophie, qui ne consiste pas à spéculer sur des problèmes dénués de toute signification, par lesquels une vieille métaphysique s'efforce de se survivre, mais à coordonner les diverses sciences, à en étudier la méthode et à en apprécier les résultats. La philosophie apporte dans la science, avec les méthodes mêmes de la science, des préoccupations plus générales ; elle sti-

(1) Chimie et physique terrestres : S. MEUNIER, *La géologie biologique* ; paléontologie : LAPPARENT, *Abrégé de géologie* ; BOULE, *Conférences de paléontologie* ; biochimie : J. DUCLAUX, *La chimie de la matière vivante, Les colloïdes* ; LAMBLING, *Précis de biochimie* ; BOHN et DRZEWINA, *La chimie et la vie* ; morphologie : HOUSSAYE, *La forme et la vie* ; DEPÉRET, *Les transformations du monde animal* ; biologie générale : DELAGE, *L'hérédité, Les théories de l'évolution* ; E. RABAUD, *Éléments de biologie générale*, etc... Voir les notes bibliographiques en tête de chaque chapitre et au bas des pages. C. Flammarion a publié, il y a plus de trente ans, un ouvrage un peu superficiel et non sans quelque fantaisie, mais qui mérite d'être mentionné ici, parce qu'il a été conçu, comme celui d'OSBORN, dans un esprit très synthétique et général : *Le monde avant la création de l'Homme*, Flammarion, 1886. A signaler une synthèse récente : Edm. PERRIER, *La terre avant l'histoire*, La Renaissance du livre.

mule l'imagination scientifique et concourt ainsi à préparer la voie à de nouvelles découvertes.

C'est cette synthèse scientifique et philosophique qu'Osborn a tentée dans le domaine de la vie. Nous en présentons au public l'édition française.

Henry Fairfield Osborn, géologue, paléontologue et biologiste, est l'un des maîtres les plus éminents, réputés et populaires des États-Unis d'Amérique. Il possède à la fois les qualités du savant, les habitudes d'activité, les préoccupations positives et pratiques de l'homme d'action, du chef d'entreprise, la curiosité historique et philosophique.

Né en 1857, à Fairfield, dans le Connecticut, il débute, après avoir acquis ses grades à l'Université de Princeton, par une œuvre scientifique et pratique : l'organisation et la direction d'une grande expédition paléontologique dans le Colorado et le Wyoming (1877-1878). Il vient ensuite, à plusieurs reprises, étudier en Europe, à Londres, au *British Museum*, sous la direction du grand Huxley, en France à Lyon, à Reims, à Paris. Il est nommé professeur adjoint de biologie (1880), puis professeur d'anatomie comparée (1883) à Princeton. En 1891, il organise le département de la biologie à l'Université de Colombia, où il déploie son activité non seulement comme savant et comme professeur de zoologie, mais comme administrateur de l'Imprimerie universitaire (1904-1910). Conservateur du département de la paléontologie des Vertébrés au Muséum d'histoire naturelle de New-York (1891), puis administrateur et vice-président (1901) de ce grand établissement, dont il préside les destinées depuis 1908, il ne se contente pas de conserver et d'administrer. Il crée, par les explorations qu'il provoque, par les achats et les échanges qu'il poursuit, la collection la plus considérable, qui existe peut-être dans le monde, de Vertébrés fossiles. Chaque année, depuis 1893, il organise plusieurs expéditions, qu'il accompagne personnellement à diverses reprises. Paléontologue du *Geological Survey*, président de la *Société zoologique de New-York*, président de la *Société biologique maritime*, il fait du Musée de New-York un grand centre d'information, entretenant

des relations suivies non seulement avec les savants d'Amérique et de l'étranger, mais avec des voyageurs, qu'il convoque avant leur départ, qu'il interroge à leur retour, avec des acquéreurs d'animaux, avec les organisateurs de jardins et de collections zoologiques. Il fait profiter le public des renseignements qu'il rassemble, par des conférences, par des catalogues, sans cesse tenus à jour, par de grands périodiques remarquablement illustrés, tels que le *Journal du musée américain*, devenu la revue *Natural History*. Le Musée conçu de la sorte n'est plus un simple reliquaire, réservé à quelques initiés ; il est un foyer de vie, toujours en progrès et en renouvellement, un instrument d'éducation et de perfectionnement national. Le savant et l'homme d'action ont ainsi uni en Osborn leur activité productive, qui a exercé une puissante influence sur les milieux biologistes de l'Amérique et contribué à y fonder une école florissante de jeunes paléontologues.

L'œuvre scientifique d'Osborn est considérable. La dernière édition de sa *Bibliographie* (avril 1918) comprend 467 références, dont plusieurs se rapportent à de gros volumes, à des ouvrages de longue haleine : *Des Grecs à Darwin* (1894), *L'évolution des molaires chez les Mammifères* (1907), *L'âge des Mammifères en Europe, en Asie et dans l'Amérique du Nord* (1910), *Les hommes de l'âge de pierre* (1915). Je ne saurais mieux faire, pour donner une idée sommaire des résultats scientifiques de ces travaux, que d'en emprunter le résumé à un rapport très vivant de M. Boule, devant la *Société géologique de France* (1) :

« Notre lauréat (2) a effectué des recherches dans toutes sortes de directions. Il a publié des travaux sur la paléontologie générale, son histoire, ses méthodes, les buts qu'elle poursuit. Il a donné une classification nouvelle des Reptiles et décrit plusieurs formes nouvelles, notamment de Dinosauriens. Il a imprimé une vive impulsion aux études d'odontologie comparée, en créant pour la morphologie dentaire une nomenclature des plus ingénieuses et des plus utiles. L'origine des Mammifères, leur développement, leur classification,

(1) Séance du 22 avril 1918, *Compte rendu*, p. 90.
(2) Attribution de la médaille Albert Gaudry. Osborn est titulaire d'une autre distinction éminente : la médaille Darwin de la *Société royale de Londres*.

la description d'une foule de types nouveaux de toutes époques ont fait de sa part l'objet de nombreux mémoires. Il a poursuivi et complété avec succès les recherches de Marsh et de Cope sur les généalogies, notamment en ce qui concerne les Chevaux, les Rhinocéros, les *Titanotherium*, etc... Il a composé plusieurs essais de corrélation chronologique des faunes mammalogiques européennes et américaines. Il nous a donné d'ingénieuses études sur les principes de l'évolution dans leur application à la connaissance des fossiles, des dissertations du plus grand intérêt philosophique sur les facteurs de l'évolution, sur les phénomènes de divergence, d'adaptation, de transmission par l'hérédité des caractères acquis. Il a écrit une histoire de la théorie de l'évolution, des Grecs à Darwin, où notre grand Lamarck est loué comme il convient. Il a abordé le grand problème de l'origine de l'Homme. »

L'origine et l'évolution de la vie, son dernier grand ouvrage (1917), mesure l'étape parcourue, depuis un quart de siècle, en Amérique comme en Europe, par les sciences de la vie, qui, de la morphologie descriptive, sont passées dans le domaine de la physicochimie, qu'elles engloberont sans doute un jour, après lui avoir emprunté une partie de ses méthodes, comme la physique tend à englober la mécanique et la chimie. Cette transformation, à laquelle Lœb (1) a donné en Amérique une forte impulsion, a été signalée en France dans des ouvrages généraux de synthèse scientifique, tels que ceux de F. Le Dantec, de Y. Delage, de J. Duclaux, de E. Rabaud, etc... tout récemment (1920) de G. Bohn, et par des ouvrages spéciaux de biochimie, tels que le remarquable *Précis* de E. Lambling. Celui que nous présentons ici se recommande par son ampleur, par la quantité des connaissances qu'il met en œuvre et par les perspectives qu'il ouvre : ouvrage de haute vulgarisation, de science et de philosophie.

La philosophie biologique d'Osborn est une philosophie énergétiste et physicochimique. Elle envisage essentiellement les êtres vivants comme des systèmes énergétiques, où l'énergie est accu-

(1) J. Lœb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, Alcan, 1903 ; *La conception mécanique de la vie*, Alcan, 1914.

mulée dans les tissus sous forme d'énergie chimique potentielle et s'alimente au dehors par la nutrition et la respiration. Cette énergie chimique se dissipe en chaleur, qui maintient l'organisme à une certaine température, et se transforme directement dans les muscles, par une opération encore mal connue, en énergie mécanique, source des efforts et des mouvements.

Les tissus des corps organisés sont des substances colloïdales, dont l'étude, depuis quelques années (1), a fait des progrès considérables, de véritables bonds ; ils sont constitués par des molécules, que rien ne distingue des molécules des corps de la chimie organique. Ces molécules sont beaucoup plus grosses que celles des minéraux ; elles contiennent des milliers d'atomes et s'assemblent en des édifices extrêmement complexes : les *micelles*, qui peuvent être aperçues à l'ultramicroscope et dont les dimensions ont pu, dans certains cas, être mesurées (2). Suivant l'image de J. Duclaux (3), la constitution de la cellule est comparable à une superposition de plusieurs architectures d'échelles différentes : l'architecture microscopique de l'assemblage des micelles en parties de la cellule (noyau, nucléoles, chromosomes, etc...), qu'étudie l'histologie ; l'architecture ultramicroscopique de l'assemblage des molécules en micelles, avec laquelle on pénètre dans la chimie des colloïdes ; l'architecture de l'assemblage des atomes en molécules et celle de l'atome lui-même, centre électrisé positivement autour duquel gravitent les électrons négatifs, qui sont du domaine de la physicochimie proprement dite. Mais cette comparaison n'est pas tout à fait exacte, car la notion d'architecture est celle d'un assemblage statique, alors que les éléments de tous ces édifices, situés à des distances considérables par rapport à leur grosseur (4), sont en

(1) Voir J. Duclaux, *Les colloïdes*, Gauthier-Villars, 1920.

(2) 10^{-5} à 10^{-6} cm. de diamètre $\left(\frac{1}{10}$ à $\frac{1}{100}\ \mu\right)$, alors que le diamètre de la sphère de protection ou de choc des atomes (distance des centres de deux atomes voisins dans un corps solide) est de l'ordre de 10^{-8} cm. ($10^{-5}\ \mu$).

(3) J. Duclaux, *La chimie de la matière vivante*, Alcan, 1910, p. 234-236.

(4) Le diamètre du noyau d'un atome est, d'après les données les plus récentes, environ 100000 fois plus petit que, dans un corps solide, la distance de deux noyaux voisins (diamètre de la sphère de protection ou de choc) ; de sorte que la distance de ces noyaux (électrisés positivement) est plus grande *par rapport à leur diamètre*

mouvement perpétuel : agitation micellaire (mouvement brownien) et moléculaire, vibration des atomes, mouvement orbital des électrons ; et leur liaison ne constitue pas un équilibre statique, mais un régime dynamique, comme celui des planètes dans leur mouvement autour du soleil. En outre, les relations de tous ces éléments entre eux ne forment pas des chaînes relativement simples, comme celles de la chimie minérale et de la chimie organique. Elles se compliquent de phénomènes très complexes de *corrélation*, par lesquels les modifications chimiques, qui se produisent en un point, retentissent dans des régions éloignées de l'organisme.

Cette notion de corrélation est essentielle. C'est elle qui distingue surtout les tissus de l'être vivant de ceux des cadavres. Si elle n'est pas complètement élucidée, elle n'a rien de mystérieux ; elle se ramène à des phénomènes très délicats d'*équilibre chimique*, qu'on retrouve dans la chimie des corps organiques et minéraux, et à des *relations humorales*, établies par des ferments, les *diastases* ou *enzymes*, que sécrètent certaines glandes de l'organisme et qui agissent par le même mécanisme que les catalyseurs en chimie minérale. Osborn montre toute l'importance de cette notion de corrélation humorale (complément de la corrélation neuro-chimique), qui a été introduite en physiologie par Claude Bernard, développée par Brown-Sequard et récemment par E. Gley et qui est devenue classique. Il la présente sous la dénomination d'*interaction*, qui n'est peut-être pas très heureuse et peut prêter à confusion ; il la rapproche du phénomène chimique de la catalyse et, dans une généralisation qui nous paraît un peu verbale, il la relie à l'*action* et à la *réaction* de la mécanique newtonienne, dont la signification n'est pas exactement la même que celle de l'action et de la réaction biologiques.

C'est dans ces fondements énergétiques et physicochimiques qu'Osborn cherche l'explication des grands problèmes de la biologie générale : l'hérédité, la variation, l'origine de la vie.

Les différences de formes et de fonctions que présentent les

que celles des planètes dans le système solaire, ou tout au plus du même ordre de grandeur.

espèces, les individus et les tissus d'un même organisme ne sont que l'expression de la diversité de leur structure chimique. Et par diversité de structure il importe d'entendre non seulement la diversité des masses, des charges électriques, des nombres d'éléments et des figures qu'ils forment, mais la diversité des mouvements dont ces éléments sont animés : orbites des électrons, vibrations des atomes, parcours des molécules et des micelles, mouvements dont l'enchaînement dans le temps peut produire des rythmes beaucoup plus complexes que le jour et la nuit, la succession des saisons, les marées, et engendrer ainsi, dans la matière vivante, de nouvelles sources d'innombrable diversité.

Cette diversité est limitée par la persistance de la forme spécifique, qui n'est que la persistance d'un type de liaisons statiques et dynamiques établi avant la naissance dans les cellules reproductrices. Ces cellules prolifèrent, produisant des cellules de même type ; elles se diversifient en tissus, qui se développent, s'accroissent par l'assimilation. Mais l'invariance du type fondamental persiste. C'est à cette invariance que se réduit la *puissance directrice* de l'hérédité, qui n'est pas un pouvoir mystérieux et téléologique, mais l'effet d'une cohésion résistant aux actions extérieures (1). Le mécanisme et les conditions de cette persistance constituent le problème de l'hérédité, qui est loin d'être résolu, mais qui peut s'exprimer dans les termes précis et positifs de la physicochimie.

Ici Osborn ne nous paraît pas avoir tiré de cette méthode physicochimique, qu'il a prise pour directive, tout le parti qu'elle peut offrir. Élevé dans les théories de Weismann, qui ont eu plus d'influence en Amérique qu'en France, il en rejette sans doute avec une louable indépendance certains dogmes, comme celui de la séparation radicale du corps et des cellules reproductrices ; mais il en retient la conception obscure et plus métaphysique que positive des *caractères latents* et de la *préformation* des caractères dans le germe. Il est regrettable à cet égard que, si bien informé de la

(1) Idée suggérée par Bichat (1771-1802), qui, le premier, a cherché l'explication des phénomènes vitaux dans les propriétés des tissus.

science française du XIXe siècle, il n'ait pas mis à profit et cité les travaux généraux de nos biologistes contemporains (1), qui se sont attachés pour la plupart à montrer ce que cette conception a de purement verbal (2) et qui ont développé leur philosophie de la vie dans une direction beaucoup plus scientifique : celle de l'*épigenèse* (3) ou, selon l'expression de Delage (4), des *causes actuelles*. Cette conception n'est pas une *théorie* ; elle n'est que l'expression même de l'esprit scientifique, qui ne s'est jamais avisé d'imaginer la préformation, dans les corps, des transformations dont ils deviennent l'objet, mais qui considère ces transformations comme le résultat de causes actuelles, de l'action réciproque entre les facteurs propres aux corps et les facteurs extérieurs. De même les transformations de l'organisme ne sont que les actions réciproques de facteurs internes et externes, intervenant pendant le développement même. Les « caractères » ne sont pas plus préformés et représentés dans le germe que les gerbes d'un feu d'artifice ne sont représentées dans la poudre qui s'est enflammée, ou, selon la comparaison de Delage (5), que l'aptitude de l'eau à couler et à se précipiter en cascades, la propriété de faire tourner une roue et celle de former un tourbillon de figure déterminée ne sont préformées dans le nuage dont l'eau est issue. La biologie ne s'est dégagée que lentement du vieil animisme, dont le vitalisme n'est qu'une survivance métaphysique.

L'hérédité perd ainsi son mystère. Ce qui est en effet inconcevable, ce n'est pas que la structure et le mouvement moléculaires d'un organisme persistent à travers ses changements, mais que les myriades de caractères que présente cet organisme à l'état adulte

(1) Voir les ouvrages de BOHN, DASTRE, LE DANTEC, DELAGE, J. DUCLAUX, GIARD, Ed. PÉRIER, RABAUD, etc., cités dans les notes et en tête de chacun des chapitres de cet ouvrage ; et G. MATISSE, *Le mouvement scientifique contemporain en France*, I, *Les sciences naturelles*, Payot, 1921.

(2) Voir le remarquable exposé de DELAGE dans *L'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, Schleicher, 1895, 2e éd., 1905, p. 773-870, et sa puissante analyse et critique du mendélisme, en collaboration avec M. GOLDSMITH, dans *Le mendélisme et le mécanisme cytologique de l'hérédité*, extrait de l'*Année biologique*, 1919, librairie L'homme, 1919.

(3) Conception déjà exposée par C. Fr. WOLFF, dès 1759, dans sa *Theoria generationis*.

(4) *L'Hérédité*, etc., p. 778.

(5) *Ibid.*, p. 805.

soient incluses dès l'origine dans l'œuf dont il est issu. Cela est inimaginable. Mais il suffit de ne pas l'imaginer : c'est une simple vue de l'esprit.

La physicochimie des colloïdes, qui n'en est qu'à ses débuts, permet d'ailleurs déjà de pousser le problème un peu plus loin, en précisant dans une certaine mesure ce qui persiste dans l'hérédité et dans l'espèce. Puisque les corps organisés sont constitués par des architectures superposées de corpuscules en mouvement, la question qui se pose est de savoir si l'hérédité et l'espèce sont attachées aux architectures des atomes, à celles des molécules, des micelles ou des parties de la cellule, noyau, nucléoles, chromosomes, etc... L'expérience paraît avoir montré qu'il faut descendre dans l'échelle des dimensions *au moins* jusqu'à la micelle (1). On peut donc dire provisoirement que l'individualité spécifique résulte de différences dans la structure et les liaisons des micelles ou des molécules, comme l'individualité chimique résulte de différences dans le mouvement orbital et le nombre d'électrons, dans la charge des ions, dans la fréquence des vibrations des atomes... La persistance de ces liaisons statiques et dynamiques dans le développement individuel constitue la part de l'hérédité ; les variations dans ces liaisons engendrent les variations spécifiques.

Quel est le mécanisme de ces variations, quelles en sont les conditions déterminantes ? De nombreuses théories ont essayé de répondre à ces questions. Osborn témoigne à leur égard d'un esprit souple, averti, très accueillant. Comme la plupart des biologistes contemporains, il ne se réclame d'aucun système exclusif : lamarckisme, darwinisme, formes diverses du néo-lamarckisme et du néo-darwinisme ; il pense avec raison que chacun peut s'appliquer tour à tour et contenir une part de vérité : variation dans le plasma germinatif, lors de la formation des éléments sexuels et de leur maturation, ou pendant la fécondation et la maturation de l'œuf ; variation des cellules du corps sous l'influence du milieu, transmise aux cellules reproductrices. Ce sont les deux grands types d'explication :

(1) J. Duclaux, *La chimie de la matière vivante*, Alcan, 1910, p. 237.

variation, dite « fortuite », dans le germe ou par la fusion des germes, et variation par l'action du milieu et l'intermédiaire du corps. En réalité, il s'agit toujours d'une variation par l'action d'*un* milieu, car aucun système n'est rigoureusement isolé et une variation purement spontanée n'est pas concevable ; de sorte que l'idée de variation fortuite nous paraît également devoir être écartée, comme le soutient Osborn pour d'autres raisons : elle ne nous semble présenter aucune signification.

Dans cet ordre d'idées, une de ses conceptions favorites est celle de l'*orthogenèse*, dont Eimer et Cope ont été les initiateurs, et qu'il présente sous le nom de *rectigradation* : un grand nombre de faits montrent que certains organes, certaines structures se développent en suivant une marche définie, par accumulation de variations, dans des directions multiples mais déterminées ; cette marche ne doit pas être interprétée comme une tendance interne au perfectionnement, thèse où se complaisent certains romanciers de la biologie ; car elle ne se produit pas dans une direction unique, elle est suivie d'arrêts et de régressions, elle est très souvent indépendante des avantages qu'elle procure à l'organisme.

La forme personnelle qu'Osborn a donnée à cette conception est celle qu'on a appelée *sélection organique*, *sélection coïncidente*, qui a été formulée à peu près en même temps et indépendamment par Baldwin en Amérique et par Lloyd Morgan en Angleterre, et qui a pour but de concilier le rôle de la sélection naturelle avec l'hérédité des caractères acquis : une petite variation innée, dans le germe, trop faible pour donner prise à la sélection, s'amplifie par une variation analogue du corps, qui vient se greffer sur elle, et les deux variations combinées deviennent suffisantes pour pouvoir être fixées par la sélection (1).

Ces idées pourraient être complétées par celles de Roux sur la lutte des parties dans l'organisme et sur l'excitation fonctionnelle (2), ainsi que par la distinction qu'a faite Delage (3) entre les

(1) Y. DELAGE et M. GOLDSMITH, *Les théories de l'évolution*, Flammarion, 1909, p. 285.

(2) *Ibid.*, p. 156-168, et Y. DELAGE, *L'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, p. 754-772.

(3) Y. DELAGE, *L'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, p. 843, 855.

variations individuelles faibles, qui ne conduisent jamais à la formation d'espèces nouvelles, les variations individuelles fortes, qui n'y conduisent qu'exceptionnellement, et les variations générales, prolongées et profondes, produites sur tous les individus d'un groupe par des changements généraux et persistants des conditions de la vie (climat, habitat, alimentation), qui paraissent être l'une des causes essentielles de la variation des espèces.

De variation en variation, on remonte aux cellules primordiales, qui, dans un milieu purement minéral, ont été les premières manifestations de la vie. Osborn montre, d'après les dernières données de la paléontologie, que l'assemblage de molécules en cellules vivantes doit remonter à une époque extraordinairement lointaine, les terrains les plus anciens qui aient conservé des vestiges de la vie, les terrains précambriens (antérieurs aux plus anciens sédiments primaires), révélant dejà des organismes très évolués, qui ont derrière eux un très long passé. Comment cet assemblage a-t-il pu se produire ? Osborn pense avec raison que c'est par un mécanisme analogue à celui qui permet à la science de reproduire des substances colloïdales, plus ou moins voisines des cellules vivantes les plus primitives, les Bactéries anaérobies.

La structure micellaire n'est pas en effet caractéristique de la vie et nous savons la reproduire : synthèse des polypeptides (Fischer), synthèse de substances très voisines de l'albumine (Grimaux) et du caoutchouc, photo-synthèse de certains hydrates de carbone (D. Berthelot). Le problème est de savoir si les conditions nécessaires qui étaient réalisées il y a des dizaines (ou des centaines) de millions d'années, lors de la solidification de la croûte terrestre, peuvent être reproduites au laboratoire. L'usage des catalyseurs et des diastases, qui facilitent les réactions et les accélèrent dans des conditions remarquables, autorise à cet égard de grandes espérances. Il reste que l'état actuel d'un corps organisé paraît dépendre beaucoup plus que celui d'un corps organique ou d'un corps minéral de tous ses états antérieurs, de toutes les superpositions d'architectures et des enchaînements de mouvements, qu'il s'agit de reproduire. Les premières cellules vivantes ont

derrière elles un passé considérable. Certaines étapes de ce passé peuvent-elles être brûlées par l'emploi de catalyseurs, de la lumière, de corps radio-actifs, etc., ou par tout autre moyen ? Alors même que les synthèses de plus en plus délicates de la chimie des colloïdes échoueraient à reproduire et à conserver cet assemblage particulier de molécules et de mouvements qui constitue la cellule vivante, il n'en subsiste pas moins que la science s'approche sans cesse davantage de la constitution physicochimique de la cellule, que rien ne distingue essentiellement (c'est un fait aujourd'hui bien établi) de la micelle organique la micelle organisée (1), et que les phénomènes de corrélation, si caractéristiques de la vie, ont leur fondement dans la physicochimie et se retrouvent, sous une forme plus simple, dans la matière non vivante.

La physicochimie est loin d'épuiser nos connaissances de la matière vivante, elle constitue un ordre de recherches qui se poursuit dans un plan déterminé. La morphologie, la botanique et la zoologie descriptives, la paléontologie en constituent d'autres, qui conservent une valeur provisoire ; elles ne pourront d'ailleurs jamais être remplacées, car elles fournissent d'importantes données à la physicochimie. Osborn leur a maintenu dans son ouvrage une place considérable ; toute la seconde Partie leur est réservée et révèle la maîtrise et l'autorité toutes particulières que l'auteur a acquises en ces matières. Le tableau qu'il trace de l'évolution des Invertébrés, des Amphibiens, des Reptiles, des Oiseaux, des Mammifères, et qu'il place dans le cadre des grandes transformations géologiques où ces évolutions se sont produites, est de main de maître ; il est le plus complet et le plus récent qui ait été présenté dans un ouvrage de vulgarisation savante. Il est éclairé par les principes généraux de l'évolution morphologique, sur lesquels l'auteur a spécialement fait porter ses études et ses réflexions dans sa longue carrière de paléontologue et dont il donne de nombreuses et frappantes illustrations : le *rayonnement adaptatif*, qui exprime

(1) « L'idée que la molécule de protéine morte puisse différer de la molécule de protéine vivante paraît « monstrueuse » à Jacques Lœb. » (G. Bohn et A. Drzewina, *La Chimie et la Vie*, Flammarion, 1920, p. 27).

l'expansion rayonnante des faunes et des flores dans les océans et sur les terres continentales ; l'*évolution « polyphylétique »*, qui produit des séries multiples, contemporaines, d'espèces différentes évoluant dans plusieurs directions ; l'*accélération*, l'*arrêt*, le *ralentissement*, la *régression de l'évolution des caractères* dans les séries de périodes et d'habitats ; l'*évolution convergente*, homologique, des formes dans des espèces et même des classes et des embranchements différents, qui est due à l'action sur des organes et sur des organismes différents de causes mécaniques identiques ; l'*évolution indépendante* de certaines parties de l'organisme, comme celle des pattes et des dents par exemple chez les Mammifères ; les *alternances d'habitat*, qui jouent un rôle capital dans la transformation des organes ; les *irréversibilités dans l'évolution*, en vertu desquelles certains caractères, une fois perdus au cours d'une évolution, ne se reproduisent jamais.

Ces « lois » morphologiques ne sont que provisoires, comme la morphologie elle-même, dont elles sont les résultats synthétiques et philosophiques. Il serait exagéré de leur refuser toute valeur de connaissance. L'auteur fait preuve à cet égard de trop de modestie. Il estime que ces constatations générales ne constituent pas des *explications* des phénomènes, qu'elles n'ont qu'une valeur descriptive et ne font pas pénétrer dans le domaine des *causes*. Nous ne connaîtrions ainsi que les *modes*, le *comment* de l'évolution ; les *causes*, le *pourquoi* resteraient mystérieux.

Cette opposition n'est que partiellement justifiée. Il n'y a pas en effet de distinction essentielle entre les causes et les modes, entre le pourquoi et le comment. La science n'étudie que les relations qui lient les phénomènes entre eux. Il n'y a pas à proprement parler de *causes*, mais des conditions complexes, que la tâche de la science est d'analyser. Si l'on veut maintenir le terme de *cause*, il importe de remarquer qu'il s'applique dans tous les domaines. La morphologie est un de ces domaines et la physicochimie, avec ses multiples branches, en est un autre. Les explications physicochimiques ne renferment pas les *causes* des explications morphologiques : ces

explications se poursuivent dans des plans différents. Les explications physicochimiques sont plus fondamentales, parce qu'elles mettent les phénomènes de la vie en relation avec tous les autres phénomènes de l'univers inorganique et qu'elles font ressortir ainsi des conditions beaucoup plus générales ; elles permettent de comprendre et de prévoir certains phénomènes, devant lesquels les explications morphologiques restent impuissantes ; elles constituent une analyse beaucoup plus complexe, plus fine, plus précise de la réalité. Mais entre ces deux ordres d'explications il n'y a qu'une différence de degré. La conception de la cause, comme une sorte de *deus ex machina* qui produirait les phénomènes, est une survivance du vieil animisme, qui ne s'intercale ni dans les recherches scientifiques, ni dans les spéculations philosophiques.

Il nous reste à donner quelques indications sur la méthode que nous avons suivie dans l'établissement de cette édition.

Le travail a été fait sur un texte remanié, spécialement préparé par l'auteur pour l'édition française. Nous avons nous-même revu et modifié ce texte, d'accord avec l'auteur, pour y apporter un certain nombre de précisions et d'allégements dans les parties physicochimiques.

Nous avons maintenu au bas des pages les notes de l'auteur, qui se réfèrent à une bibliographie placée à la fin du volume. Mais cette bibliographie étant presque exclusivement américaine, nous avons cru devoir la compléter, en plaçant en notes, en tête et au cours de chacun des chapitres, une bibliographie française. Dans l'établissement de cette bibliographie, nous nous sommes attaché à ne citer que des ouvrages généraux, facilement accessibles, permettant au lecteur de se faire une idée d'ensemble sur les résultats acquis dans chacune des branches envisagées. Nous nous sommes le plus souvent abstenu de remonter aux sources et aux mémoires originaux, parce que ce travail aurait soulevé des questions délicates de priorité et entraîné l'établissement

d'une bibliographie disproportionnée au but poursuivi (1).

Enfin, nous avons ajouté aux notes de l'auteur des *notes du traducteur* destinées à préciser le sens du texte ou à le compléter.

Il y a lieu d'appeler l'attention du lecteur sur certaines divergences entre la classification stratigraphique américaine et celle adoptée en Europe. Osborn étend la dénomination de Précambrien à l'ensemble des formations sédimentaires antérieures au Cambrien et des terrains cristallophylliens qui constituent le soubassement de la série sédimentaire, alors que les géologues européens réservent ce terme à l'étage algonkien. Inversement, il restreint le Silurien à l'une des trois divisions du Silurien défini par Barrande en 1835 : au Gothlandien. Ces observations d'ordre général n'ont pas été reprises dans nos notes, afin d'éviter les répétitions.

En zoologie, il convient de signaler le terme *Anthropoïdea* (fig. 114, p. 235), comprenant le groupe d'ensemble des Singes ou Simiens, alors qu'en France ce terme désigne les Singes supérieurs les plus voisins de l'Homme, l'ordre des Primates y étant divisé en Lémuriens, Singes, Anthropoïdes et Hommes (Voir M. Boule, *Les Hommes fossiles*, p. 66 et p. 70, note 1).

Nous adressons nos remerciements à tous ceux qui ont bien voulu nous encourager et nous aider dans ce travail et particulièrement à M. Marcellin Boule, qui a pris la peine de relire les épreuves et nous a fourni des observations et des indications précieuses, à M. Marcel Boll, qui nous a donné maintes précisions dans le domaine physicochimique, à MM. L. Cayeux, R. Wurmser et H. Benoit-Bazille, qui nous ont apporté leur concours dans les domaines géologique et biologique.

FÉLIX SARTIAUX.

31 décembre 1920.

(1) Le lecteur trouvera à cet égard des renseignements abondants, jusqu'à 1903, dans la deuxième édition de l'ouvrage de Y. DELAGE, *L'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, Schleicher, 1903, et, pour la période ultérieure, dans un dépouillement de l'*Année biologique*, publiée sous la direction de Y. DELAGE.

PRÉFACE DE L'AUTEUR A L'ÉDITION FRANÇAISE

Ma première éducation en France (1869), les visites que j'ai faites plus tard, comme étudiant et chercheur, dans les villes, les laboratoires et les musées français, le voyage archéologique approfondi que j'ai entrepris en 1914 et que j'ai mis à profit dans mon livre *Les hommes de l'âge de la pierre*, publié en 1915, ne m'ont pas seulement appris à connaître et à aimer la France, mais à puiser constamment mon inspiration dans l'œuvre illustre de sa longue chaîne de philosophes et de savants naturalistes. C'est donc un très grand honneur, en même temps qu'un grand plaisir pour moi, de voir cet ouvrage reproduit en français.

Une partie de cette inspiration s'exprime dans les allusions que j'ai faites, à propos des sciences physiques, à la pensée et aux découvertes de Descartes, Lavoisier, Laplace, Carnot, Becquerel et Curie, et, dans l'ordre des sciences biologiques et de la philosophie naturelle, à celles de Buffon, Cuvier, Lamarck, Brongniart, Geoffroy Saint-Hilaire, Albert Gaudry, Paul Bert, Claude Bernard et Pasteur. J'espère me libérer dans une faible mesure par cet ouvrage de ma dette de reconnaissance intellectuelle et morale envers ces grands maîtres de la pensée, ainsi qu'à l'égard de notre éternelle amie et alliée, la France.

Le texte anglais, sur lequel cette édition française a été préparée, diffère du texte primitif par quelques modifications et transpositions que j'ai faites pour plus de clarté. Le lecteur comprendra, je pense, que, dans cette encyclopédie d'un grand nombre de branches de la science, je me suis proposé de présenter une conception qui puisse

servir d'Introduction à une généralisation centrale et directrice, conception qui méritera peut-être un jour de prendre le rang d'une théorie.

HENRY FAIRFIELD OSBORN.

Muséum américain d'Histoire naturelle.
New-York, 20 septembre 1918.

PRÉFACE DE L'AUTEUR A L'ÉDITION AMÉRICAINE (1918)

Avant d'aborder la question difficile de *L'origine et de l'évolution de la vie*, il nous a semblé utile de marquer dans cette Préface quelle a été notre conception directrice et d'y retracer les grandes lignes qu'a suivies la biologie dans le passé et le présent. Nous y indiquerons pourquoi il nous a paru nécessaire de nous engager dans la voie d'une conception énergétique de l'Évolution et de l'Hérédité et de nous écarter des conceptions morphologiques qui ont longtemps prédominé. Une théorie énergétique précise de l'origine de la vie et à plus forte raison de l'évolution et de l'hérédité est encore prématurée ; mais nous croyons que notre conception des actions, des réactions et des interactions énergétiques est un pas accompli dans la bonne voie (1).

La première moitié de ce volume est consacrée à ce que nous savons de la transformation de l'énergie dans les phases les plus simples et les plus élémentaires de la vie ; la deuxième partie traite de l'évolution de la matière et de la forme dans les plantes et les animaux, en l'interprétant autant que possible en termes d'énergie et de mécanique. Afin de bien montrer que notre conception énergétique n'a pas la prétention d'offrir dès maintenant une explication des « miracles » de l'adaptation et de l'hérédité, nous avons insisté sur quelques-uns de ces faits extraordinaires dans la Deuxième Partie et montré que l'évolution du germe héréditaire est le phénomène le plus incompréhensible qui ait été découvert ; car la plus grande partie de ce que nous voyons dans la forme des animaux et des plantes n'est que l'expression visible de l'évolution invisible du germe héréditaire.

Il est certain que, dans la conception énergétique du *développement* de l'organisme, indépendamment de l'*évolution* du germe héré-

(1) Nous présentons quelques-unes des justifications de cette manière de voir dans divers chapitres de cet ouvrage et nous les résumons dans notre Conclusion.

ditaire, de grands progrès (2) ont été accomplis depuis l'époque de Lavoisier. Nous savons observer aujourd'hui un grand nombre de modes d'accumulation de l'énergie et quelques-unes des méthodes compliquées qu'emploie la matière vivante pour la capter, la conserver et la transformer. Nous verrons que les organismes les plus évolués, tels que les grands Reptiles, les Mammifères et l'Homme présentent pour l'anatomiste et le physiologiste une complexité inconcevable d'énergie et de forme. Cette complexité se dissiperait peu à peu si l'on parcourait ce volume en le feuilletant à la façon chinoise, des dernières pages aux premières, en suivant l'évolution à rebours, du Mammifère (3) jusqu'à la Monade, où nous atteignons un stade de simplicité relative. L'organisme, conçu comme siège de l'énergie et de la matière, comme un complexe d'actions enchevêtrées, devient ainsi, dans une certaine mesure, concevable. Le germe héréditaire, au contraire, échappe encore à l'analyse dans ses trois modalités : l'organisme qui en est issu, les cellules germinatives qui en dérivent et sa propre évolution au cours du temps.

Tel est l'objet essentiel de ce travail. Les pages qui suivent passent en revue quelques-unes des phases historiques de la biologie, en commençant par les questions les plus connues et abordant ensuite des questions un peu plus difficiles et plus nouvelles.

Il est inutile de consacrer du temps et de la place à fournir de nouveaux arguments en faveur de l'évolution. Il est inutile aussi de lier l'idée d'évolution à l'œuvre d'un savant unique, fût-ce Darwin lui-même, qui en a été le plus grand promoteur (4). Darwinisme et évolution sont sans doute synonymes à bien des égards, mais il convient de distinguer clairement l'évolution, qui est une loi générale énoncée pour la première fois, à titre d'hypothèse, par Lamarck, et

(2) Parmi les ouvrages (américains) les plus importants dans cette direction est celui de Jacques LOEB : *Dynamics of Living matter*, qui est une synthèse des recherches physicochimiques sur les actions et les réactions des organismes vivants, poursuivies par l'auteur depuis de nombreuses années. Voir aussi l'ouvrage plus récent de LOEB : *The Organism as a Whole*, publié postérieurement au présent ouvrage.

(3) La question de l'origine et de l'évolution de l'Homme n'est pas traitée dans ce volume ; elle est réservée pour la dernière série des Conférences de Hale.

(4) Voir *From the Greeks to Darwin* (Londres, Macmillan, 1894), par l'auteur de ce volume, où l'histoire de l'idée d'évolution a été exposée depuis son origine jusqu'à l'époque de Darwin.

Le même sujet avait été traité en France par Ed. Perrier, *La philosophie zoologique avant Darwin*, Alcan, 1884. Il a été approfondi par Y. Delage dans son grand ouvrage *L'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, Schleicher, 1895. (*Note du traducteur.*)

la conception darwinienne de la sélection naturelle, qui n'est qu'une des façons d'interpréter l'application de cette loi.

La démonstration que l'évolution est une loi universelle de la nature est le triomphe intellectuel du XIX[e] siècle. Cette loi a conquis un rang, qui, dans la science de la nature, est celui de la loi de gravitation de Newton et qui en un sens est même prééminent : car l'évolution gouverne tout l'univers, tandis que la gravitation n'est qu'un cas particulier.

Si la *loi* d'évolution règne sans conteste, les *causes* de l'évolution ont soulevé une large diversité d'opinions ; elles sont aussi indéterminées qu'est certaine la loi d'évolution. Les uns prétendent que les principales causes sont connues, d'autres qu'on les connaît très mal ou qu'elles sont complètement inconnues. Dans cette cour ouverte des conjectures, des hypothèses et des controverses plus ou moins ardentes, les grands noms de Lamarck, de Darwin et de Weismann dominent, comme ceux de chefs d'école ; d'autres hommes de science, tels que moi-même (5), ne se réclament d'aucune école, ne défendant pas plus le lamarckisme que le darwinisme ou le weismannisme, ou la forme la plus récente du weismannisme : la *mutation* de de Vries.

Depuis la plus ancienne époque de la pensée grecque, l'homme s'est montré impatient de découvrir quelques-unes des causes naturelles de l'évolution et de l'adaptation et d'abandonner l'idée d'une intervention divine dans la nature. Entre l'apparition de *l'Origine des espèces*, en 1859, et l'époque actuelle, on a vu de grandes vagues de croyance s'élever, tantôt en faveur d'une explication, tantôt en faveur d'une autre. Elles ont amené des déceptions, et un état très général de scepticisme s'est accrédité. Ainsi la longue période d'observations, d'expériences et de raisonnements, qui a été inaugurée par le philosophe naturaliste français Buffon, il y a cent cinquante ans, aboutit aujourd'hui au sentiment prédominant que la recherche des causes de l'évolution et de l'adaptation, loin d'être achevée, ne fait que commencer.

Notre opinion à cet égard est essentiellement la suivante : nous savons dans une certaine mesure *comment* les plantes, les animaux et les hommes évoluent, mais nous ne savons pas *pourquoi*. Nous savons, par exemple, qu'il a existé une chaîne plus ou moins con-

(5) Osborn (H.-F.), *The Hereditary Mechanism and the Search for unknown factors of Evolution*, dans *The Amer. Naturalist*, mai 1895, p. 418-439.

tinue d'organismes depuis la Monade jusqu'à l'Homme, que le Cheval monodactyle avait un ancêtre tétradactyle, que l'Homme descend d'une forme inconnue, apparentée au Singe, apparue quelque part à l'époque tertiaire. Nous ne connaissons pas seulement les grandes lignes des descendances, mais de nombreux détails sur leurs transformations successives ; nous ignorons toutefois les causes internes ; aucune des explications qui ont été tour à tour offertes depuis un siècle ne satisfait aux exigences de l'observation, de l'expérimentation et de la raison. Il est préférable de reconnaître franchement que les causes essentielles de l'évolution du germe héréditaire sont encore inconnues et que les recherches doivent à cet égard être reprises à nouveau.

Sur les causes de l'adaptation continue des organismes vivants, nous avons une interprétation raisonnable ; mais l'adaptation du corps n'est que la plus petite partie du problème. Les prédispositions du germe héréditaire sont tout à fait obscures ; la merveilleuse convenance des formes et des fonctions reste encore pour la plus grande part inexpliquée et nous ne possédons aucun équivalent scientifique de ce développement interne que Bergson (6) appelle « évolution créatrice » et dont Driesch (7) a renoncé à trouver une explication naturelle en recourant à une *entéléchie*, à quelque pouvoir de perfectionnement intérieur.

Cet aveu d'insuccès fait partie de l'honnêteté scientifique. Notre ignorance n'est d'ailleurs pas nouvelle. Kant, en 1790, dans sa *Méthodologie du jugement téléologique*, divise la nature en nature « inorganique », où les causes naturelles prévalent, et nature « organique », où un principe actif téléologique (c'est-à-dire intentionnel) d'adaptation prédomine. Il concevait un abîme entre la matière primordiale et la vie, qu'il douait d'un principe surnaturel, agissant en vue de certaines fins. Il exprimait ainsi sa pensée :

« Il faut toujours en définitive attribuer à cette mère universelle une organisation qui ait pour but toutes ses créatures; sinon, il serait impossible de concevoir la possibilité des productions du règne animal et du règne végétal (8).

« Il est absolument certain que nous ne pouvons apprendre à

(6) Bergson (Henri), 1907, *L'évolution créatrice.*
(7) Driesch (Hans), 1908, *The science and philosophy of the organism.*
(8) *Critique du jugement*, § 79.

connaître d'une manière suffisante et à plus forte raison à nous expliquer les êtres organisés et leurs possibilités intérieures par des principes purement mécaniques de la nature ; et on peut soutenir hardiment, avec une égale certitude, qu'il est absurde pour des hommes de tenter quelque chose de pareil et d'espérer que quelque nouveau Newton viendra un jour expliquer la production d'un brin d'herbe par des lois naturelles, auxquelles aucun dessein n'a présidé ; car c'est là une vue qu'il faut absolument refuser aux hommes (9). »

Pendant longtemps, au cours de la période qui a suivi *l'Origine des espèces*, Haeckel et beaucoup d'autres savants ont cru que Darwin avait été ce Newton, dont Kant niait qu'il pût apparaître ; mais personne aujourd'hui n'a la prétention de mettre la loi darwinienne de la sélection naturelle sur le même rang que la loi newtonienne de la gravitation.

Si nous admettions la possibilité que Kant ait eu raison et que nous ne puissions jamais ramener la nature vivante et ses puissances cachées à des principes purement naturels, nous serions contraints de regarder l'apparition et l'évolution de la vie comme une donnée première, analogue à celle de la gravitation et exprimable en termes mathématiques et physiques, sans prétendre à en découvrir l'explication. Mais nous nous refusons à l'heure actuelle à admettre cette nécessité et à abandonner la recherche des causes.

S'il en est ainsi, pourquoi notre recherche si longue et si ardue est-elle restée jusqu'ici partiellement infructueuse ? Une des raisons de cet insuccès est, semble-t-il, que les principaux investigateurs ont été élevés à une école qu'on peut appeler *l'école du naturaliste* et ont cherché les causes de l'évolution dans les changements de forme et de couleur. Ils ont commencé leur étude par l'observation des formes et de la couleur des animaux et des plantes ; ils ont observé les résultats finaux de longues séries évolutives.

Buffon a formé ses idées sur les causes de l'évolution dans la comparaison entre les animaux domestiques et les animaux sauvages de l'ancien et du nouveau monde ; Goethe s'est attaché à l'anatomie comparée de l'Homme et des animaux supérieurs ; Lamarck a étudié les phases supérieures des Vertébrés et des Invertébrés ;

(9) *Critique du jugement*, § 74.

Darwin a observé les formes de la plupart des animaux domestiques, des plantes cultivées et finalement de l'Homme et noté la signification adaptative des couleurs chez les Oiseaux et dans les fleurs, ainsi que les relations qui existent entre les Oiseaux et les Insectes ; de Vries a comparé les espèces végétales cultivées et sauvages. Ainsi, tous les grands naturalistes ont raisonné en cherchant à remonter des formes et des couleurs les plus hautement différenciées à leurs causes. Il en est de même des paléontologues. Cope a tiré de l'étude morphologique des dents et du squelette des considérations sur les causes et sur l'énergie de croissance; Osborn (10) s'est formé une conception de l'évolution fondée sur la notion de quatre complexes de formes et de couleurs, conception « tétraplastique ».

Les théories de l'hérédité de Darwin, de de Vries et de Weismann recourent pour une grande part à de petites particules de matière telles que les « pangènes » et les « déterminants ». Des considérations ont été émises sur les fonctions et les phénomènes internes des organismes, mais peu de tentatives ou aucune tentative sérieuse n'ont été faites, dans la recherche des causes de l'évolution, pour substituer à l'attitude du naturaliste celle du physicochimiste (11). Les premières interprétations de l'évolution ont été des interprétations morphologiques. Nous abordons aujourd'hui l'interprétation physicochimique ; c'est elle qui a orienté l'auteur dans cet ouvrage.

Toutes les explications de l'évolution, qui ont été présentées par les trois dernières générations de naturalistes, peuvent être rangées dans deux groupes principaux : les unes procèdent du dehors au dedans, partant du milieu extérieur à l'organisme pour atteindre le germe héréditaire, ce sont des conceptions *centripètes* ; les autres sont au contraire *centrifuges*, elles cherchent les causes de l'évolution dans le germe pour les étendre au corps et à son environnement. Il est possible d'adopter une troisième attitude, à la fois centripète et centrifuge.

Le pionnier de la théorie centripète a été Buffon. Il fut le premier à admettre que les changements favorables ou défavorables de milieu agissent directement sur la forme héréditaire des généra-

(10) Osborn (H.-F.), *Tetraplasy, the law of the four inseparable factors of evolution*, dans *Journ. Acad. Nat. Sc. Philad.*, volume spécial de l'Anniversaire, publié le 14 septembre 1912, p. 275-309.

(11) Pour l'exposé plus complet, voir plus bas, p. 9-18.

tions successives. Lamarck (12), le fondateur d'une théorie plus large et plus moderne, conclut aussi que les variations du corps et du système nerveux produites par l'habitude et le milieu environnant s'accumulent dans le germe et sont transmises aux générations successives. Les idées fondamentales du *lamarckisme* ont été précisées et développées par Herbert Spencer, par Darwin lui-même, par Cope et beaucoup d'autres; mais elles n'ont pas reçu la confirmation décisive de l'observation et de l'expérimentation et ont beaucoup moins d'adhérents aujourd'hui qu'il y a quarante ans.

On s'est aperçu depuis que la pensée originale de Darwin était orientée vers l'idée opposée, celle de variations soudaines accomplies dans le germe héréditaire (13), qui déterminent directement des variations dans la forme et les fonctions somatiques, et qui se conservent et s'accumulent, si elles sont favorables, par l'action de la sélection naturelle. Ce *darwinisme* pur a été précisé et développé par Wallace, Weismann et plus récemment par de Vries, dont la théorie des mutations est, en un nouveau sens, purement darwinienne. La grande contribution de Weismann à la biologie générale a été de faire apercevoir la distinction tranchée qui existe indubitablement entre les prédispositions du germe héréditaire et leur expression dans l'organisme. D'après Weismann, c'est dans le « plasma germinatif » (désigné dans cet ouvrage par le terme « chromatine héréditaire (14) ») que se produit la véritable évolution de toutes les prédispositions de formes et de fonctions ; le problème des causes de l'évolution est devenu ainsi infiniment difficile, depuis que Weismann nous a obligés à reconnaître que la question essentielle est celle *des causes de l'évolution germinale*, plutôt que celle des variations somatiques ou de l'évolution du milieu environnant.

Le principe darwinien de la sélection naturelle, en tant qu'explication de l'origine de toutes les adaptations morphologiques et fonctionnelles, a également perdu de son prestige, malgré la puissante défense du darwinisme pur que Weismann et de Vries ont présentée sous un aspect nouveau, en faisant revivre la loi de Mendel

(12) Pour un exposé plus complet de la théorie de Lamarck, voir plus bas, p. 130-131.

(13) Osborn (H.-F.), *Darwin's Theory of Evolution by the Selection of minor saltations*, dans *The Amer. Naturalist*, février 1912, p. 76-82.

(14) Voir plus bas note (16). (*Note du traducteur.*)

et les théories de l'hérédité groupées sous le nom de *mendélisme* (15). Le grand principe darwinien universellement adopté aujourd'hui est celui de la *survivance du plus apte* (Herbert Spencer), qui est une application limitée de la théorie de Darwin. Peu de biologistes se posent aujourd'hui la question de savoir si le plus apte tend à survivre ou à être éliminé et si l'aspect actuel du monde vivant tout entier est dû à l'action de ce grand couteau de la sélection, qui constamment épargne les plus aptes et les mieux adaptés à l'environnement et tranche dans leur racine ceux qui le sont moins. Il est cependant certain — l'observation et l'expérimentation le prouvent — que les prédispositions du germe à des caractères distincts, ayant une valeur de survivance ou d'élimination, tendent à être conservées ou à être détruites par la sélection naturelle.

Cope a montré que la *survivance* du plus apte et l'*origine* de l'aptitude à survivre sont deux phénomènes très différents. Notre insuccès dans la découverte de l'origine de cette aptitude paraît devoir surtout être attribué à la marche qui a été suivie, en remontant des formes les plus spécialisées à leurs causes, de la forme à l'énergie, de la matière à l'énergie, au lieu d'aller de l'énergie à la matière et à la forme. C'est placer la voiture devant les chevaux.

Toute spéculation sur les origines de la vie, si infructueuse qu'elle puisse d'abord paraître, a l'avantage de nous amener à renverser le point de vue du naturaliste, en nous obligeant à partir de l'énergie pour atteindre la forme ; car à l'origine la forme n'est rien et l'énergie est tout. L'énergie paraît être le principe de la vie ; les premiers efforts de la vie, les adaptations les plus primitives ont pour objet de la capter, de l'emmagasiner et de la transformer.

La matière, à l'état de repos relatif qu'elle présente dans la forme des plantes et des animaux, a certainement une existence, mais dans les types supérieurs elle masque les opérations de l'énergie beaucoup plus que dans les types inférieurs. De même l'adaptation que nous observons chez les Bactéries et les Monades est l'aptitude à grouper et à organiser diverses sortes d'énergie : l'énergie des molécules, celle des atomes, celle des électrons, qui appartiennent aux élé-

(15) Le mendélisme vise principalement la distinction qu'on doit faire et les lois qui existent dans la distribution de caractères séparés ou connexes, afférents au germe héréditaire et à l'organisme au cours de son développement.

ments chimiques entrant dans la composition de la vie (bio-éléments).

L'étude de ces premières étapes de la vie nous montre que quatre complexes d'énergie sont en action, en combinaison et en coordination réciproques. L'organisme, dans sa recherche d'énergie, exploite complètement le milieu inorganique environnant constitué par le soleil, la terre, les eaux et l'atmosphère. Il ne devient lui-même un organisme qu'en utilisant l'énergie lumineuse et en coordonnant ses propres réserves d'énergie interne. Nous ne savons pas si le germe héréditaire, en tant que centre spécialisé de l'hérédité et de la reproduction, est aussi ancien que l'organisme ; mais nous savons qu'il est devenu un centre complexe, distinct et hautement spécialisé, d'énergie potentielle, qui dirige tout le complexe d'énergie de l'organisme en développement. Enfin, à mesure que les organismes se multiplient et s'enrichissent de formes nouvelles d'énergie, le milieu vivant se développe et constitue un nouveau facteur.

Ainsi, dans l'apparition et les premières évolutions de la vie, quatre groupes ou complexes d'énergie interviennent : le *milieu organique*, énergie contenue dans le soleil, la terre, les eaux et l'air ; l'*organisme*, énergie de l'individu, qui développe et transforme les cellules et les tissus du corps, y compris les produits du germe répandus dans les cellules du corps ; le *germe héréditaire*, énergie de la substance héréditaire (chromatine héréditaire) (16), concentrée dans les cellules reproductrices des générations successives, ainsi que dans les cellules et les tissus de l'organisme ; le *milieu vivant*, qui commence avec les Monades et les Algues et s'élève sur l'échelle ascendante des plantes et des animaux.

Il y a donc quatre groupes d'évolution, au lieu du groupe unique qui prévaut dans l'univers non vivant ; le problème des causes est celui de l'ajustement réciproque de quatre évolutions et spécialement de l'ajustement du germe héréditaire au milieu inorganique, au milieu vivant et au développement éphémère de l'organisme individuel.

Nous n'avons pas l'intention d'échapper aux nombreuses difficultés du problème en les estimant au-dessous de leur valeur ; mais

(16) La chromatine n'est pas une substance chimique définie, mais une partie du noyau qui se colore d'une façon spéciale, terme d'*histologie* et non de physicochimie. Rien ne prouve, d'autre part, qu'à la chromatine des cellules germinatives l'hérédité soit spécialement attachée. Nous avons néanmoins maintenu dans tout l'ouvrage, sous ces réserves, l'expression de l'auteur *chromatine héréditaire*. (*Note du traducteur.*)

nous pouvons dire que le problème de beaucoup le plus difficile est celui des relations entre l'évolution du germe et les trois autres évolutions. Alors que la connaissance de l'énergie physique a été sans cesse approfondie et a révélé l'existence d'une infinité de particules douées d'énergie, les atomes, dont les noyaux sont eux-mêmes les centres de tout un monde de particules plus petites encore, notre connaissance, dans la recherche des causes de l'apparition et de l'évolution de la vie, n'a fait qu'aboutir à un nouveau point de départ : la recherche physicochimique. Nous conduira-t-elle à de nouvelles découvertes ? C'est ce que nous révéleront des observations et des expériences à poursuivre pendant de longues années.

Le lecteur peut suivre ainsi pas à pas ma propre expérience et le développement de ma pensée dans la préparation de ce travail. Si je l'ai commencé par le problème de l'énergie et terminé par celui de l'évolution morphologique, c'est que les leçons dont il est sorti ont été préparées et exposées dans des séries de Conférences sur l'évolution cosmique, qui ont été inaugurées par une série de Sir Ernest Rutherford (17) sur « La constitution de la matière et l'évolution des éléments » et poursuivie par celles du D[r] William Wallace Campbell (18) sur « L'évolution des astres et la formation de la terre » et du professeur Thomas Chrowder Chamberlin (19) sur « L'évolution de la terre ».

Mon ami, George Ellery Hale, qui a organisé ces Conférences, m'avait chargé de traiter un sujet partiellement connu, mais où la part de l'inconnu est bien plus considérable : celui des relations entre les formes d'énergie et de matière existant dans le soleil et les astres avec celles que nous observons dans l'organisme de nos ancêtres mammifères ; car il n'est pas douteux que l'homme a hérité du soleil quelques-uns, sinon la totalité, de ces caractères physico-

(17) RUTHERFORD (Sir Ernest), *The Constitution of matter and the evolution of the elements*, première série de conférences de la fondation William Ellery Hale, faites en avril 1914 ; *Popul. Sci. Monthly*, août 1915, p. 105-142.

(18) CAMPBELL (William Wallace), *The evolution of the stars and the formation of the earth*, deuxième série de conférences de la fondation William Ellery Hale, faites les 7 et 8 décembre 1914 ; *Popul. Sci. Monthly*, sept. 1915, p. 209-235 ; *Sci. Monthly*, oct. 1915, p. 1-17 ; novembre 1915, p. 177-194 ; décembre 1915, p. 238-255.

(19) CHAMBERLIN (Thomas Chrowder), *The evolution of the earth*, troisième série de conférences de la fondation William Ellery Hale, faites les 19 21 avril 1915 ; *Popul. Sc. Monthly*, mai 1916, p. 417-437 ; juin 1916, p. 536-556.

chimiques ; à ce degré nous pouvons nous prévaloir d'une parenté avec les étoiles. Plusieurs de nos fonctions et de nos caractères distinctifs sont effectivement des propriétés de nos ancêtres stellaires. Physiquement et chimiquement, nous sommes les descendants du grand astre qui nous éclaire, qui nous fournit indubitablement tous les éléments chimiques et toutes les propriétés physiques qui relient ces éléments entre eux.

Un jour, une constellation de génies, un physicien, un chimiste et un biologiste s'associeront dans un laboratoire et résoudront le problème de la vie. Mais ces temps ne sont pas encore venus. Je me suis efforcé depuis deux ans (20), dans l'intérêt de mon propre travail, de me rapprocher par correspondance, par des conférences et des discussions, d'un certain nombre de spécialistes ; les mérites qu'on pourra reconnaître à cet ouvrage sont dus en partie à la générosité avec laquelle ils ont répondu à mon appel. J'ai indiqué dans les notes les concours que je leur dois.

Dans le domaine de la physique, je suis particulièrement obligé à mon collègue le professeur Michael I. Pupin, de l'Université de Colombia, qui m'a fait connaître ses vues personnelles sur les relations des lois dynamiques de Newton avec les lois modernes de la thermodynamique et m'a rendu claires les notions physiques d'action, de réaction et d'interaction. Sans son aide, je n'aurais pu mettre en œuvre ce qui me paraît être la nouvelle conception biologique exposée dans cet ouvrage : l'application à la biologie de la notion physique d'interaction (21), qui ne m'était apparue que dans le domaine de la vie.

Pour la physicochimie de l'organisme vivant, j'ai spécialement mis à contribution l'ouvrage de Loeb, *La Dynamique de la matière vivante*, et aussi le livre très suggestif de Henderson, *L'Adaptabilité du milieu*, qui m'a suggéré l'idée que l'adaptabilité est antérieure à l'apparition de la vie. Le professeur Hans Zinsser, de l'Université de Colombia, m'a aidé dans l'étude de la théorie d'Ehrlich et des théories les plus récentes sur les anticorps, et le professeur Ulric Dahlgren, de l'Université de Princeton, m'a fourni des données pré-

(20) J'ai commencé à prendre des notes sur la question en avril 1915, sur l'invitation que m'a adressée le Docteur George Ellery Hale d'entreprendre la préparation de ces conférences.

(21) L'auteur fait allusion à la notion de *catalyse*, phénomène plutôt *chimique* que proprement *physique*. (*Note du traducteur.*)

cieuses sur la lumière, la chaleur, le spectre solaire, la phosphorescence et les phénomènes électriques des organismes supérieurs. Je suis spécialement redevable à mon collègue, le professeur William J. Gies, de l'Université de Colombia, de ses indications sur l'état chimique de la terre à l'époque de l'apparition de la vie, ainsi que de ses critiques et de sa revision des parties chimiques de mon travail.

Je dois à mes collègues de l'Académie nationale, F. M. Clarke et George F. Becker, non seulement d'avoir bien voulu relire les parties géochimiques et géophysiques, mais de m'avoir communiqué leurs observations et leurs suggestions. Le professeur Charles Schuchert et le professeur Joseph Barrell, de l'Université de Yale, ont bien voulu coopérer à mon travail par des illustrations et d'autres données afférentes à l'histoire de la terre et à la cartographie géographique et physiographique.

Je désire exprimer tous mes remerciements à George Ellery Hale, de l'Observatoire du Mont Wilson, pour ses photographies astronomiques, ainsi qu'à Henry Norris Russel, de l'Université de Princeton, pour ses notes sur la chaleur de la surface terrestre primitive. Dans mon exposé sur l'évolution des Bactéries, qui sont les premiers témoignages de l'action de l'énergie dans la matière vivante, j'ai apprécié la collaboration du docteur I. J. Kliger, anciennement au Muséum américain d'histoire naturelle, aujourd'hui à l'Institut Rockefeller des recherches médicales.

J'ai aussi une dette de reconnaissance à l'égard du professeur T. H. Goodspeed, de l'Université de Californie, et du docteur Marshall Avery Rowe des Jardins Botaniques, pour les notes et les indications précieuses, ainsi que pour certaines illustrations, que j'ai utilisées dans la partie botanique, et à l'égard de mes collègues de l'Université de Colombia, le professeur Edmund B. Wilson et le professeur Gary N. Calkins, pour leurs renseignements sur les premières périodes zoologiques. Je remercie spécialement M. Roy W. Miner, du Muséum américain, pour ses comparaisons attentives entre les formes récentes de la vie marine et celles que le docteur Charles Walcott a découvertes dans le Cambrien ; il m'a fourni les magnifiques illustrations du chapitre IV. Dans la préparation du chapitre sur l'évolution des Vertébrés, j'ai fait usage des notes et indications de mon collègue le professeur W. K. Gregory, qui a revu les illustrations.

Enfin, j'ai un grand plaisir à dédier mon ouvrage à mon ami, l'astronome George Ellery Hale, dont l'enthousiasme pour mes recherches biologiques et paléontologiques a été constamment pour moi une source d'encouragement et d'inspiration.

J'ai abordé ainsi le problème de la vie par une synthèse d'astronomie, de géologie, de physique, de chimie, de zoologie et de paléontologie. Mais, dans ma consultation de tant d'autorités sur des matières si diverses, j'ai fait une exception pour l'apparition même de la vie ; je n'ai rien cité, je n'ai rien lu de la vaste littérature qui a été consacrée à ce sujet depuis les Anciens. Désireux de considérer le problème d'un point de vue nouveau et sans aucune prévention, j'ai volontairement omis de lire aucun des ouvrages récents faisant autorité, tels que ceux de Schafer (22), de Moore (23) et d'autres savants. Le lecteur pourra trouver quelque intérêt à comparer les conclusions auxquelles je suis arrivé avec celles de ces savants chimistes.

HENRY FAIRFIELD OSBORN

Muséum américain d'histoire naturelle,
26 février 1917-20, novembre 1918.

(22) SCHÄFER (Sir Edward A.), *Life, its nature, origin and maintenance*, Longmans Green and C°, New-York, 1912.
(23) MOORE (Benjamin), *The origin and nature of life*, Henry Holt and C°, New-York, Williams and Norgate, Londres, 1913.

INTRODUCTION (1)

Quatre questions sur l'origine de la vie : Vitalisme ou mécanisme ? Évolution continuée ou nouvelle ? Création ou évolution ? Loi ou hasard ? p. 1. — La conception énergétique de la vie, p. 9. — Les quatre complexes d'énergie, p. 14.

Nous poursuivrons notre étude de ce grand sujet en nous posant quatre questions directrices :

1° L'apparition de la vie sur la terre constitue-t-elle un fait nouveau ?

2° L'évolution de la vie ressemble-t-elle extérieurement à l'évolution stellaire ?

3° Y a-t-il des preuves que des lois physicochimiques moléculaires analogues régissent l'évolution de la vie et celle de la matière brute ?

4° Les formes de la vie sont-elles régies par des lois ou soumises au hasard ?

QUATRE QUESTIONS SUR L'ORIGINE DE LA VIE

1° L'origine de la vie représente-t-elle quelque chose de nouveau dans l'univers, ou est-elle la continuation et l'évolution de formes d'énergie et de matière que l'on trouve sur la terre, dans le soleil et dans les autres étoiles ? A cette question il n'a pas encore été

(1) Sur ces questions générales voir : Y. DELAGE, *L'Hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, Schleicher, 1895, 2e édit., 1903 ; Y. DELAGE et M. GOLDSMITH, *Les théories de l'évolution*, Flammarion, 1909 ; F. LE DANTEC, *Les limites du connaissable*, Alcan, 1903 ; *Les lois naturelles*, Alcan, 1904 ; *La lutte universelle*, Alcan, 1906 ; *Éléments de philosophie biologique*, Alcan, 1907 ; *Le chaos et l'harmonie universelle*, Alcan, 1911 ; *La mécanique de la vie*, Flammarion, 1913 ; FR. HOUSSAY, *La forme et la vie*, Schleicher, 1901 ; *Nature et sciences naturelles*, Flammarion, 1901 ; *Force et cause*, Flammarion, 1920 ; A. GIARD, *Controverses transformistes*, Naud, 1904 ; A. DASTRE, *La vie et la mort*, Flammarion, 1916 ; J. DUCLAUX, *La Chimie de la matière vivante*, Alcan, 1910 ; M. LECLERC DU SABLON, *Les incertitudes de la biologie*, Flammarion, 1912 ; *L'Unité de la Science*, Alcan, 1920 ; E. RABAUD, *Le transformisme et l'expérience*, Alcan, 1911, *Éléments de biologie générale*, Alcan, 1920 ; B. BRUNHES, *La dégradation de l'énergie*, Flammarion, 1909 ; L. CUÉNOT, *La genèse des espèces animales*, Alcan, 1911 ; G. BOHN et A. DRZÉWINA, *La chimie et la vie*, Flammarion, 1920 ; Ed. PERRIER, *La terre avant l'histoire*, La Renaissance du Livre, 1920. (*Note du traducteur.*)

répondu par la science (2), quoique deux opinions aient été émises.

Dans l'opinion traditionnelle, quelque chose de nouveau se serait produit sur notre planète, et peut-être sur d'autres, avec l'apparition de la vie ; cette conception est inhérente à toutes les anciennes et nouvelles hypothèses qui se groupent autour de l'idée de *vitalisme*, c'est-à-dire de l'existence de propriétés spécifiques, propres à la matière vivante et n'appartenant pas à la matière inerte.

La conception scientifique, plus moderne, est que la vie est née d'une recombinaison d'énergies préexistant dans l'univers. Cette conception, qui ne fait pas de la vie une forme nouvelle d'énergie, ni le produit de séries nouvelles de principes, mais qui la présente simplement comme un stade de l'évolution générale, concorde certainement avec le développement de la mécanique, de la physique et de la chimie depuis Newton et avec celui de l'évolutionnisme depuis Buffon, Lamarck et Darwin. Descartes (1644) a orienté la pensée de tous les philosophes naturalistes des temps modernes, lorsqu'il s'est avisé de rechercher l'explication de la vie dans les concepts physiques de mouvement et de matière. Kant s'est d'abord rallié à ces vues (1755-1775), puis s'en est écarté (1790).

Ces deux conceptions opposées, qui sont certainement aussi vieilles que la philosophie grecque et probablement bien plus anciennes encore, sont les conceptions dites *vitaliste* et *mécaniste* de la vie.

En ce qui nous concerne, nous pensons, par application des principes généraux de l'évolution, que, lorsque la vie est apparue sur la terre, des énergies préexistantes sont entrées en relations nouvelles avec les éléments chimiques préexistants. Puisque, depuis la révolution chimique de Lavoisier (1743-1794), tout progrès dans l'étude de la vie est dû à des explications physicochimiques plutôt qu'à des explications vitalistes, nous sommes fondés à suivre la même direction et à considérer comme probable que la dernière étape dans ce domaine de l'inconnu (si elle est jamais franchie par l'homme) sera une explication physicochimique des propriétés mesurables et véri-

(2) La science est un ensemble bien établi et bien vérifié de faits et de lois de la nature. Elle doit être nettement distinguée de l'amas des pures théories, des hypothèses et des opinions, qui peuvent néanmoins l'aider utilement dans son progrès (3).

(3) La science est nécessairement un ensemble de théories, mais de théories suggérées par l'expérience et qui doivent être constamment soumises à son contrôle. *(Note du traducteur.)*

fiables de la vie et que la naissance de la vie et ses transformations subséquentes pourront être scientifiquement expliquées comme une évolution continue dans le monde préexistant.

Sans être *matérialiste*, il est permis de penser que la vie est la continuation d'un développement évolutif plutôt qu'un fait exceptionnel dans l'ensemble du monde; car le mot de matérialisme est emprunté à une conception qui ne répond pas exactement à l'expérience que nous avons du monde. Cette expérience est celle d'une *énergie* illimitée et coordonnée. Notre position est celle de l'*énergétiste* (4).

2° La seconde grande question est relative à la signification exacte du mot *évolution* dans son application à la matière inerte et à la matière vivante. Le développement de la vie constitue-t-il une évolution dans le même sens que celui du monde inorganique ou dans un sens essentiellement différent? Examinons la question en mettant en parallèle l'évolution de la vie et ce que nous savons de l'évolution des astres et de la formation de la terre, telles qu'elles ont été développées par le physicien Rutherford (5), l'astronome Campbell (6), le géologue Chamberlin (7). Nous pouvons comparer l'évolution de la vie à l'évolution probable des éléments chimiques eux-mêmes, à partir des formes les plus simples, dans la nébuleuse primitive, puis des astres incandescents et des planètes, comme l'ont suggéré Clarke (8) en 1873 et Lockyer en 1874.

Cette comparaison fait-elle apparaître une correspondance entre le développement des astres et celui de la vie? Observons-nous dans la vie une continuation des opérations, qui, en général, se traduisent dans l'univers par un refroidissement lent et une dissipation progressive? Ou bien, après la répétition plus ou moins monotone de réactions pendant des millions de siècles, les électrons, les atomes et les molécules s'agrègent-ils en de nouvelles formes et de nouvelles manifestations d'énergie, qui ont l'apparence d'une « création » et

(4) Au sens large, et non au sens où l'ont pris Ostwald et Duhem d'une opposition avec l'atomisme. Dans la théorie récente de la *relativité* (Einstein) la masse se confond avec l'énergie : $m_0 = \frac{E}{V^2}$, m_0 étant la masse au repos et au zéro absolu, E l'énergie et V la vitesse de la lumière. (*Note du traducteur.*)

(5) Rutherford (Sir Ernest), 1915.

(6) Campbell (William Wallace), 1915.

(7) Chamberlin (Thomas Chrowder), 1916. Ainsi que Laplace, Faye, G.-A. Darwin, Wolf, Arrhénius, Belot, etc. (*Note du traducteur.*)

(8) Clarke (F.-W.), 1873, p. 323.

qui nous donneraient tout au moins l'impression d'une genèse indéfinie de nouvelles combinaisons?

Cette dernière conception paraît concorder avec les apparences sensibles : il semble qu'avec la vie quelque chose de nouveau ait été insufflé dans la matière vieillissante, que les premières opérations de la vie sur la planète aient marqué une transformation dans l'ordre primitif des choses. L'évolution inaugure une reconstruction, abandonnant de vieilles formes pour en construire de nouvelles. Par l'activité organique de la matière vivante, la terre décrépite, qui n'est plus en elle-même qu'une cendre de soleil, développe des myriades de composés chimiques nouveaux; les éléments chimiques de l'océan sont enrichis par de nouvelles réserves : des composés chimiques, produits par des organismes terrestres ou provenant d'éléments terrestres, qui ont été libérés par les opérations de la vie et charriés dans la mer. La composition même des roches est modifiée; une nouvelle croûte vivante commence à couvrir la terre et à s'étendre sur le fond des mers. Ainsi notre vieille planète se réorganise. Nous voyons la matière vivante opposer un démenti à la conclusion mélancolique de Campbell (9) : « Tout dans la nature vieillit et change, lentement ou rapidement, sous l'empire des circonstances; les actions météorologiques et celle de la gravitation nivellent les hauts lieux de la terre; les matériaux produits par l'érosion sont transportés dans le fond des vallées, des lacs et des mers. »

Il semble donc que la matière vivante présente un nouvel assemblage d'énergie, des formes nouvelles de coordination entre les éléments chimiques, qui sont aussi anciens que l'univers, s'ils ne sont pas eux-mêmes des produits de l'évolution à partir d'éléments plus simples encore.

3° Notre troisième grande question est relative au prolongement des lois physicochimiques du monde inorganique dans la matière vivante et pose la deuxième question sous une autre forme. Y a-t-il, dans la vie, création (10) au sens exact du mot, apparition de *nouvelles formes d'énergie*? La réponse est négative : autant que

(9) Campbell (W.-Wallace), 1915, p. 209.

(10) Création (en latin *creatio, creare*, participe passé *creatus*, apparenté au grec κραίνειν, en sanscrit *kar*, faire), par opposition à évolution, est l'acte qui de rien fait quelque chose de nouveau, la production à la fois de la matière et de la forme dans ce qui est fait. L'évolution, au contraire, est la production de quelque chose de nouveau par reconstruction et recombinaison d'une réalité préexistante.

l'expérience permet de le constater, le passage est une *évolution* et non une *création*, car tous les nouveaux caractères et les nouvelles formes de la matière vivante semblent produits par de nouvelles combinaisons d'une matière préexistante. En d'autres termes, les anciennes transformations énergétiques paraissent prendre une nouvelle direction.

Cette évolution n'est pas identique à celle des éléments chimiques et des astres. Quoique l'évolution vivante prenne naissance dans les combinaisons d'énergie préexistante, elle est essentiellement constructive, elle produit sans cesse une infinie variété de nouvelles formes et fonctions, qui auparavant n'étaient jamais apparues dans l'univers. Quoique ce pouvoir dérive d'un pouvoir plus ancien, il présente la première et, en même temps, la plus remarquable des divergences entre le monde vivant et le monde inorganique (11).

Puisque les opérations de la vie dans leurs formes *simples* sont de nature physicochimique et sont interprétables, d'une façon plus ou moins précise, en termes d'énergie, nous sommes nécessairement conduits à admettre que leurs formes *complexes* pourront être aussi interprétées dans les mêmes termes. Mais, en affirmant que toutes nos expériences convergent vers une explication physicochimique de la vie plutôt que vers les hypothèses vitalistes, il n'en reste pas moins que nous sommes loin de prétendre qu'aucune des explications physicochimiques de la science actuelle soit définitive et satisfasse complètement notre raison.

La chimie et la chimie biologique ont encore beaucoup à découvrir. Une source ou une espèce encore inconnue d'énergie peuvent être en œuvre. Il peut exister dans l'assemblage des éléments chimiques cosmiques nécessaires à la vie (que nous appellerons « bio-éléments ») un élément chimique *inconnu* que l'analyse n'a pas jusqu'à présent révélé. Un élément, comme le radium par exemple, peut être inclus dans la matière vivante, quoiqu'il n'ait pas encore été mis en évidence, par suite de sa diffusion et de sa quantité infi-

(11) Le principe de la dissipation de l'énergie utilisable n'est applicable qu'à des cycles bien déterminés, il ne peut l'être à la terre entière ; car, si nous constatons la transformation perpétuelle d'énergie mécanique en énergie calorifique, nous assistons aussi à des restaurations d'énergie mécanique, comme le transport de l'eau évaporée sur les sommets. Quant à la vie, elle ne modifie en rien l'évolution *cosmique* ; sur la terre, elle ralentit la dissipation de l'énergie cinétique, en formant des composés de haut potentiel chimique. Voir notamment HOUSSAY, *Force et cause*, p. 148-157, 160. (*Note du traducteur.*)

nitésimale, ou de propriétés qui ont échappé à l'analyse. Ou encore : quelque élément chimique *inconnu* serait peut-être encore à découvrir dans le complexe des éléments connus.

Toutefois, l'hypothèse de beaucoup la plus probable, dans l'état actuel de nos connaissances, est que des principes inconnus d'interaction restent à découvrir ; de tels principes sont encore obscurs dans notre exploration incomplète des divers agents physicochimiques répandus dans la matière végétale et animale.

4° Nous sommes maintenant préparés à l'examen de la quatrième de nos questions directrices. Si l'évolution de la matière brute est commandée par certaines lois physiques, si la matière vivante se conforme à plusieurs de ces lois, sinon à toutes, la question finale est la suivante : le monde vivant obéit-il à des lois dans son aspect essentiel : celui de convenance et d'adaptation ; ou les lois apparentes ne sont-elles que l'expression du hasard ? (12). En d'autres termes, la nature, dans l'origine et l'évolution de la vie, rompt-elle avec ses procédés antérieurs (13) et substitue-t-elle le hasard à la loi? C'est peut-être le plus ancien problème biologique que se soit posé l'esprit humain, et c'est l'un de ceux où il existe encore le plus de divergences.

Les astronomes ont décrit le développement ordonné des astres, les géologues, celui de la terre. Y a-t-il aussi un développement ordonné de la vie? Les formes de la vie sont-elles gouvernées, comme la forme des astres, par des lois proprement dites, ou ne sont-elles soumises qu'aux principes statistiques du hasard?

Que les formes de la vie aient atteint leur état actuel par survivance d'opérations dues au hasard, par l'effet des mieux adaptées parmi d'innombrables expériences, est l'opinion qu'ont soutenue une longue série de philosophes naturalistes, de Démocrite et Empédocle jusqu'à Darwin, puis Poulton, de Vries, Bateson, Morgan, Loeb et beaucoup d'autres savants contemporains.

(12) Sur la signification de l'idée de hasard : H. POINCARÉ, *Science et méthode*, Flammarion, 1908, L. I, Ch. IV ; LE DANTEC, *Le hasard et la question d'échelle*, dans *Revue du mois*, 1907, p. 257 ; *Les mathématiciens et la probabilité*, dans *Revue philosophique*, 1910, II ; E. BOREL, *Le hasard et la vérité scientifique*, dans *Revue de Paris*, 1er août 1912 ; *Le hasard*, Alcan, 1914. (*Note du traducteur.*)

(13) La question du hasard est générale, elle se pose aussi bien à l'égard de la matière inerte que de la matière vivante : les *lois* sont-elles des données premières, ou des moyennes de phénomènes complexes se produisant au hasard, de même que les lois de la dilatation des gaz, par exemple, ne font qu'exprimer les moyennes des mouvements désordonnés des molécules ? (*Note du traducteur.*)

Le hasard est le fondement même de la sélection naturelle dans la théorie de Darwin. William James (14) a accepté ce point de vue du hasard comme s'il avait été réellement démontré.

« La nature a toujours préféré travailler par la méthode de pile ou face, écrit Davies (15). Des millions de variations se sont produites dans l'évolution pour aboutir au succès d'une seule. »

J'ai soutenu depuis longtemps que cette théorie du hasard dans son application aux formes était un *dogme* (16) biologique. Elle est l'une de ces chaînes d'hypothèses, auxquelles Darwin a suspendu ses théories de l'origine des adaptations et des espèces, hypothèse qui a été fortifiée par une constante répétition ; je ne sache pas qu'elle ait été réellement démontrée par l'observation rigoureuse d'aucune série évolutive (17).

L'opinion contraire, qui fait dériver les formes vivantes de principes d'ordre, de *lois*, a été soutenue par une autre école de philosophes et de naturalistes, où figure en tête Aristote, l'adversaire de Démocrite et d'Empédocle. Elle a aujourd'hui moins d'adhérents parmi les savants et les philosophes. Eucken (18), à la suite de Schopenhauer, l'a récemment exprimée en ces termes : « Dès l'origine, la tendance philosophique prédominante est opposée à l'idée que les formes qui nous environnent soient le produit exclusif d'une accumulation de variations individuelles accidentelles, par concurrence aveugle et survivance, sans action d'une loi interne. La science naturelle a de plus en plus démontré son inexactitude. »

Un chimiste moderne, Henderson, se demande aussi quelle est la probabilité pour que l'appropriation du milieu à la vie ait été l'effet d'un simple hasard : « Il n'y a, en vérité, remarque-t-il, pas une chance sur des millions pour que les nombreuses propriétés spéciales du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène et surtout de leurs composés stables tels que l'eau et le gaz carbonique, qui sont les principaux éléments de l'atmosphère d'une nouvelle planète,

(14) James (William), 1902, p. 437-439.

(15) Davies (G.-R.), 1916, p. 583.

(16) La biologie comme la théologie a ses dogmes. Les meneurs ont leurs disciples et leurs partisans aveugles. Toute grande vérité, comme le principe de la sélection naturelle de Darwin, devient un levier pour soutenir des demi-vérités et de purs dogmes.

(17) La critique de l'idée de variation fortuite a été présentée d'une façon frappante par Le Dnatec dans de nombreux passages de ses ouvrages. (*Note du traducteur*).

(18) Eucken (Rudolf), 1912, p. 257.

apparaissent autrement que par l'opération d'une loi naturelle, qui en quelque manière établit des relations entre eux. Il n'y a pas non plus de probabilité pour que ces propriétés spéciales aient été seules, sans cause déterminée, favorables au mécanisme de la vie. Elles ne sont pas de simples accidents. L'explication est à trouver ; il faut reconnaître toutefois qu'on n'en connaît encore aucune (19). »

Cette quatrième question (loi ou hasard dans l'évolution de la vie ?), à la différence de la première (la vie a-t-elle introduit quelque chose de nouveau dans l'univers ?), qui n'est encore qu'à l'état de pure spéculation, n'est plus une affaire d'opinion, mais une donnée, où les observations directes de la paléontologie ont un grand poids. C'est un fait d'observation que dans les générations successives d'animaux et de plantes au cours de longues périodes géologiques, l'évolution des formes vivantes est analogue à celle des astres : leur naissance et leur évolution, telles que les révèle la paléontologie, le démontrent. Il y a une part de vérité dans ce jugement d'Aristote : « La nature produit des objets, qui, constamment mus par un principe interne, tendent à certaines fins... » (20).

Reste à découvrir ce qu'est ce principe interne. Il paraît être une réponse interne à des influences extérieures, un ajustement de relations internes à des relations externes, pour employer le langage d'Herbert Spencer. Il y a d'abord lieu d'exclure, pour expliquer l'origine de ce principe mouvant, le recours à un intermédiaire surnaturel théologique et à un pouvoir créateur externe. Nous pouvons exclure aussi, comme non scientifiques, quoique les apparences visibles possèdent un haut degré de finalité, les hypothèses vitalistes d'une *entéléchie*, ou de tout autre agent de perfectionnement interne, distinct des énergies physicochimiques connues ou inconnues.

Mais, si nous rejetons les hypothèses vitalistes des anciens Grecs et le vitalisme moderne de Driesch, de Bergson et d'autres, nous sommes ramenés à la nécessité de faire de nouvelles expériences, orientées par l'imagination et soumises à la vérification. Comme nous l'avons indiqué dans notre Préface, les chemins anciens ne mènent nulle part et la question se pose de savoir quelles seront les directions que les nouvelles recherches et les expériences devront suivre.

(19) Henderson (Lawrence-J.), 1913, p. 276.
(20) Osborn (H.-F.), 1894, p. 56.

Le fait que les causes, qui commandent l'origine de nombreuses formes d'adaptation, sont encore inconnues, inconçues et peut-être inconcevables, ne nous interdit pas de penser que l'adaptation est la continuation de l'ordre cosmique, plutôt que l'apparition d'un nouvel ordre de choses (21).

C'est l'observation d'une prédominance de l'ordre et de la loi dans l'évolution mécanique des Vertébrés, qui a conduit l'auteur à chercher une explication de la vie dans les phénomènes énergétiques. Cherchons les causes des variations ordonnées et adaptées.

LA CONCEPTION ÉNERGÉTIQUE DE LA VIE

L'observation de la matière et de la forme nous a révélé la grande *loi* de l'évolution ; dans la recherche des *causes* notre pensée s'oriente vers une conception énergétique de l'origine de la vie et de la nature de l'hérédité.

En physique, l'énergie régit la matière et la forme ; en physiologie, la fonction commande l'organe ; en mécanique animale, le mouvement commande et en un sens crée la forme des muscles et du squelette. Dans chaque cas, une espèce particulière d'énergie ou de travail précède chacune des espèces de forme ; il est donc probable que l'énergie précède et commande l'origine et l'évolution de la vie.

L'opposition qui existe entre l'énergie et la forme est un second fait très frappant en faveur de notre conception ; le caractère essentiel du germe héréditaire est dans le contraste entre sa dimension microscopique et la masse énorme des êtres qui peuvent en sortir. L'énergie électrique transmise le long d'un fil mince de cuivre est capable de mettre en mouvement de longs et lourds trains de véhicules. Les découvertes par Becquerel et Curie de la radioactivité et des propriétés du radium nous aident à accueillir une conception énergétique du germe héréditaire ; car dans le radium l'énergie par unité de masse est énormément plus grande que la quantité d'énergie que nous sommes habitués à associer à la matière, tandis que, dans la plupart des machines construites par l'homme avec des roues et des leviers métalliques et dans certaines

(21) L'auteur atténue ici son affirmation (plus haut, p. 4) sur la « nouveauté » de la vie ; voir plus bas, conclusion, p. 13-14. (*Note du traducteur.*)

parties de la machine animale construite avec des muscles et des os, le travail accompli est proportionné à la dimension des formes. La lente désintégration du radium est accompagnée par le dégagement d'une énorme quantité de chaleur, comme l'a montré Curie ; Rutherford et Strutt déclarent que, dans une quantité infime de radium actif, l'énergie de désintégration domine et masque complètement tous les autres modes de transformation d'énergie. Elle surpasse notamment de beaucoup l'énergie de gravitation, dont est amplement pourvu notre système cosmique, parce que les particules constitutives du radium se meuvent avec une vitesse incroyable, qui approche souvent celle de la lumière : 300 000 kilomètres par seconde.

Mais l'énergie du radium diffère de l'énergie du germe héréditaire en ce qu'elle est constamment dissipée et transformée en chaleur ; son pouvoir en apparence illimité se disperse. Nous pouvons imaginer, au contraire, que l'énergie latente du germe héréditaire, considérable par unité de la masse matérielle qui la contient, est constamment en voie d'accumulation, de construction et de conservation plutôt que de dissipation.

Quoi qu'il en soit de la conception du germe héréditaire comme un complexe d'énergie, problème discutable, il n'est pas douteux que l'énergie ne soit utilisée dans toutes les opérations mécaniques, chimiques et physiques de la vie. Depuis l'époque (1620) où François Bacon prédisait que la chaleur doit consister en une sorte de mouvement ou d'agitation rapide des particules matérielles, il a été démontré peu à peu que l'énergie calorifique, lumineuse et électrique, l'énergie chimique, l'énergie de gravitation sont toutes utilisées par les substances vivantes comme elles le sont par les substances inanimées. Bien plus, comme nous l'avons remarqué plus haut, aucune forme d'énergie n'a été découverte jusqu'ici qui soit propre aux substances vivantes et qui ne dérive pas du monde inorganique.

D'une façon générale, toutes ces manifestations d'énergie sont soumises aux lois dynamiques de Newton (22), qui ont été formulées

(22) Je dois à mon collègue, M. J. Pupin, de précieuses suggestions sur la définition physique du principe de l'*action* et de la *réaction*. Il considère la troisième loi de Newton comme le fondement non seulement de la dynamique moderne au sens newtonien, mais encore dans son sens le plus général, comprenant les phénomènes biologiques La *première loi de la thermodynamique* est une forme particulière du

à l'égard du mouvement des corps célestes, mais qui dans un sens large s'étendent à tous les mouvements grands ou petits (23).

Newton a pressenti le principe mécanique de la conservation de l'énergie (24) ; Rumford (1798) a affirmé l'universalité des lois de l'énergie ; Joule (1843) a établi le principe particulier de la conservation de l'énergie, en démontrant l'équivalence exacte entre la quantité de chaleur produite et l'énergie cinétique détruite ; enfin, Helmholtz, dans son mémoire *Ueber die Erhaltung der Kraft*, a étendu la conception de la conservation de l'énergie à tout l'ordre des phénomènes naturels. Un exemple familier de ce qu'on appelle la *transformation de l'énergie* est la production de chaleur par l'arrêt brusque d'un corps froid en mouvement. Le principe de la conservation de l'énergie est *le premier principe de la thermodynamique*.

Vers la même époque est apparue la distinction entre l'*énergie cinétique*, énergie active du mouvement et de la chaleur, et l'*énergie potentielle*, qui s'accumule sous une forme ou d'une façon latente et peut être utilisée dans un travail, accumulation mécanique par exemple dans un ressort tendu, chimique dans la poudre à canon, électrique dans la bouteille de Leyde.

Tandis que toute l'énergie mécanique (ou travail) peut être convertie en une quantité équivalente de chaleur, la transformation inverse de chaleur en travail mécanique implique plus ou moins une perte, une dissipation d'énergie utilisable. Ce principe est connu sous le nom de *deuxième loi de la thermodynamique* ; il a été découvert par Sadi Carnot (1824) et développé par Clausius et Kelvin. La notion si féconde de cycle, énoncée par Carnot dans son principe de la dissipation de l'énergie utilisable, impose une limite maxima à la quantité d'énergie calorifique utilisable pour des

principe de la conservation d'énergie appliqué à l'energie calorifique ; Helmholtz, qui énonça le premier le principe de la conservation d'énergie, le dérivait de la dynamique newtonienne. La *seconde loi de la thermodynamique* part d'un nouveau principe, le principe de Carnot, qui ne semble pas avoir de relation directe avec la troisième loi newtonienne. Cette seconde loi, dans sa forme la plus générale, ne peut prendre sa pleine signification que dans la mécanique statistique, qui est un rejeton moderne de la dynamique newtonienne.

(23) Les trois lois dynamiques de Newton ont été publiées pour la première fois par Newton, en 1687, dans ses *Philosophiæ naturalis principia mathematica*.

(24) L'*énergie* (en grec ἐνέργεια ; ἐν, dans, ἔργον, travail) peut être *cinétique* (l'énergie de la chaleur ou du mouvement), ou *potentielle* (énergie latente ou emmagasinée) ; sous cette dernière forme elle est une capacité accumulée de produire du travail mécanique.

usages mécaniques. L'énergie cinétique utilisable du mouvement et de la chaleur, qui peut être transformée en travail ou en effet mécanique, appartient à tout système de deux ou plusieurs corps en vertu de la vitesse relative de leurs éléments, car la vitesse est essentiellement relative.

Ces deux grands principes mécaniques (de l'équivalence de la chaleur et du travail, et de la transformation limitée de chaleur en travail) ont été découverts par l'observation du mouvement de grandes masses matérielles, mais semblent également applicables aux mouvements des particules électriques — électrons, ions — (radioactivité, phosphorescence, etc...). Ces mouvements de particules infinitésimales paraissent être le support de toutes les lois physicochimiques qui ont été observées dans le monde vivant. Dans toutes les opérations physicochimiques qui, à l'intérieur de l'organisme ou au dehors, captent, accumulent, transforment ou mettent en jeu une énergie, les actions et les réactions sont égales entre elles, conformément à la troisième loi de Newton. Les *actions* et les *réactions* ont trait en général à ce qui se passe entre les parties de l'organisme, dans leurs relations physiques, chimiques ou mécaniques, et sont soumises aux deux principes énergétiques mentionnés plus haut.

L'action et la réaction sont généralement simultanées, tandis que l'*interaction* (25) établit des corrélations entre des actions et des réactions qui ne sont pas simultanées. A titre d'illustration très simple, lorsqu'un cavalier tire sur les rênes, le cheval éprouve cette traction peu après le moment où elle a été effectuée ; il y a interaction entre les mains du cavalier et la bouche du cheval par l'intermédiaire des rênes. Un enzyme, une hormone et d'autres agents physicochimiques d'interaction circulant dans le sang peuvent modifier profondément le développement d'un grand organisme. Une impulsion, qui a son origine dans une cellule cérébrale microscopique, se transmet par l'interaction d'un nerf et peut produire une action et une réaction puissantes en un point éloigné. Les *interactions* sont relatives à l'action mutuelle de deux éléments matériels reliés par un ou plusieurs autres et ne peuvent être complètement

(25) Le mot d'*interaction* est pris par l'auteur dans le sens de *corrélation fonctionnelle* : corrélation d'origine nerveuse (neuro-chimique), corrélation d'origine humorale (chimique). (*Note du traducteur.*)

expliquées par les deux seuls principes de la thermodynamique. Dans l'interaction de deux corps éloignés, l'énergie cinétique qui détermine la réaction peut être minime, alors que l'énergie accumulée, l'énergie potentielle libérée à une certaine distance, peut être considérable.

A la lumière de ces principes, l'organisme vivant se présente comme la manifestation de séries d'actions et de réactions, obéissant aux lois dynamiques de l'énergie et coordonnées par l'interaction physicochimique.

L'hypothèse centrale de notre spéculation sur l'origine de la vie se résume donc ainsi : Toute action et réaction physicochimique impliquée dans la transformation, la conservation et la dissipation de l'énergie, *produit en même temps, soit directement, soit médiatement, un agent physicochimique d'interaction, qui pénètre ou affecte l'organisme considéré comme un tout, ou seulement certaines parties spéciales, ou même une seule partie de l'organisme.*

Nous pouvons faire un pas de plus dans notre hypothèse : puisque le germe héréditaire présente des analogies avec l'énergie latente ou potentielle, il est permis de supposer que le *pouvoir directeur de l'hérédité*, qui commande l'origine et le développement subséquent des actions et réactions, qui donne les ordres, qui hâte le développement en un point et le retarde en un autre, est une élaboration de l'interaction (26).

Dans les organismes inférieurs, tels que les Protozoaires et les Bactéries, les interactions sont très simples. Dans les organismes plus élevés, tels que l'Homme, elles sont compliquées par l'évolution de glandes spéciales, dégageant des corps physicochimiques, dont quelques-uns ont été identifiés, mais dont beaucoup sont encore à découvrir.

Nous concevons ainsi l'apparition et le développement de l'organisme comme une évolution concomitante des actions, réactions et interactions. Les actions et les réactions sont empruntées au monde inorganique et développées par la production de nouveaux com-

(26) Cette théorie du pouvoir directeur de l'hérédité a été très combattue en France, notamment par Y. DELAGE, *L'Hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, Schleicher, 2e édit., 1903, p. 802 et suiv. Elle est souvent présentée sous une forme *métaphysique* assez obscure. Le rôle de l'hérédité dans le développement de l'individu ne doit en tout cas être invoqué que lorsqu'il a pu être positivement établi. Voir exemple de la cicatrisation plus bas, p. 88, note 36. (*Note du traducteur.*)

posés chimiques organiques. C'est l'évolution et le développement propres des interactions qui caractérisent les organismes vivants.

L'évolution de la vie sera écrite un jour en termes d'énergie, comme elle l'a été depuis longtemps dans le langage de la forme et de la structure anatomique et chimique. Tous les tissus, les organes et les structures sont plus ou moins les agents simples ou complexes des différents modes de l'énergie. L'un après l'autre, des groupes spéciaux de cellules et d'organes se forment et se coordonnent, qui *captent* l'énergie du milieu inorganique et du milieu vivant, qui l'*accumulent*, qui la *transforment* et la font passer de l'état potentiel à l'état de mouvement et de chaleur. D'autres agents, agents de contrôle, se développent, qui établissent un *équilibre*, une *coordination*, entre les divers organes et tissus, où l'énergie est *dégagée*, activée ou *accélérée*, ralentie ou *retardée*, arrêtée ou *inhibée*.

Dans les êtres les plus simples, l'énergie peut être captée pendant que l'organisme, dans son ensemble, est immobile ; mais déjà, dans les premiers stades de la vie, se développent des organes spéciaux de locomotion, qui vont quérir l'énergie, et des organes de préhension, qui peuvent la saisir. En même temps que ces organes moteurs, se développent diverses sortes d'organes *offensifs* et *défensifs*, qui protègent l'énergie emmagasinée contre la prise de possession par d'autres organismes et contre leur invasion. Enfin se produit l'évolution la plus mystérieuse et la plus extensive, celle du germe héréditaire, qui *reproduit* dans un autre organisme tous ces modes multiples de l'énergie.

L'évolution des modes complexes d'actions, de réactions et d'interactions est décrite dans les premiers chapitres de ce volume et résumée au chapitre V à titre d'introduction à l'évolution des Vertébrés.

LES QUATRE COMPLEXES D'ÉNERGIE

Nous pouvons maintenant développer le principe esquissé dans notre Préface, d'après lequel la vie et l'évolution consistent dans l'ajustement continu de quatre complexes d'énergie, qui sont constamment en relations physiques, chimiques et mécaniques les uns avec les autres. L'évolution de ces quatre complexes peut être exposée comme suit :

1° Dans l'ordre du temps, le *milieu inorganique* s'est constitué le premier ; l'énergie et la matière s'observent d'abord dans le soleil, sur la terre, dans l'atmosphère et dans les eaux, qui, chacun en soi, constituent déjà de très remarquables complexes d'énergie. Chacun de ces complexes forme un système bien ordonné, agrégé par la gravitation ; il se meut conformément aux lois newtoniennes et est soumis aux lois de la thermodynamique. Dans chaque complexe nous observons des actions et des réactions, des acquisitions, des libérations d'énergie et la conservation de l'énergie. Nous observons aussi que l'énergie, libérée dans une réaction chimique, peut être très supérieure à celle qui a été mise en jeu pour la déterminer.

2° Avec la vie, une coordination différente apparaît dans l'univers : la coordination des énergies internes et externes, adaptées entre elles, que nous appelons, même dans l'état physico-chimique le plus simple, un *organisme*. Au cours de sa naissance et de son évolution, la vie agrège tout élément chimique, dont les propriétés inorganiques peuvent servir à des fonctions organiques. Elle produit en outre une séparation, immédiate ou graduelle, de l'organisme en deux complexes d'énergie : celui du *soma*, du corps, qui prend fin en même temps que la vie de l'individu ; celui du *germen*, le germe héréditaire, qui se conserve après la disparition de l'individu.

3° L'énergie du *germe héréditaire* ressemble à certains points de vue à l'énergie latente ou potentielle. Mais nous ne connaissons aucun phénomène physique inorganique analogue à ceux de l'hérédité (27). L'énergie du germe héréditaire n'est pas seulement cumulative, elle est coordonnée. Elle est en outre, en un sens, impérissable, se perpétuant elle-même pendant toute la durée de l'évolution de la vie sur la terre, conformément à l'hypothèse de la continuité du plasma germinatif formulée par Weismann (28). Certains phénomènes, que présente le germe héréditaire dans son développement, ressemblent à ceux de l'*interaction* dans l'organisme : ils sont les principes directeurs d'une série d'actions et de réactions.

4° Avec la multiplication et la diversification des organismes

(27) Contre ce point de vue, voir DUCLAUX, *La chimie de la matière vivante*, p. 126 et suiv. ; DASTRE, *La vie et la mort*, p. 231 et suiv. (*Note du traducteur.*)

(28) Cette hypothèse a été souvent critiquée, notamment par LE DANTEC, DELAGE, RABAUD, etc... Voir surtout DELAGE : *L'Hérédité*, Schleicher, 1903, et *les Théories de l'évolution*. Flammarion, 1909. (*Note du traducteur.*)

individuels apparaît, dans le milieu où ceux-ci se développent, un nouveau facteur : le complexe d'énergie du *milieu vivant*. Chez les Protozoaires et les Végétaux, les éléments chimiques forment généralement, avec concentration d'énergie, des substances complexes ; ces substances se décomposent, avec dégagement d'énergie, dans les organismes des animaux.

Ainsi se sont constitués quatre complexes d'énergie (si l'on considère comme tel le germe héréditaire), dont chacun a ses actions et réactions propres. Les opérations de la vie dans son évolution ont pour effet de maintenir ces actions et réactions et d'en engendrer constamment de nouvelles; en même temps, le pouvoir de les reproduire, au cours du développement de chaque nouvel organisme, s'accumule graduellement et se perpétue dans le germe.

La *sélection* de Darwin n'est pas une forme d'énergie, ni une partie d'un complexe d'énergie ; elle est un arbitre entre les différents complexes et les diverses formes d'énergie ; elle anticipe l'origine de la vie, comme le font les propriétés physiques de l'adaptation, suivant une remarque de Henderson. Le principe darwinien de la survivance ou de l'élimination des diverses formes d'énergie vivante a, en effet, pour correspondants la survivance et l'élimination des diverses formes d'énergie inorganique dans les étoiles et les planètes. En d'autres termes, le principe darwinien apparaît indirectement comme *l'une des causes de l'évolution*, en donnant au monde inorganique et au monde vivant les apparences qu'ils présentent actuellement ; mais il n'est pas une des énergies de l'évolution. La sélection ne fait que déterminer celle des combinaisons d'énergie qui doit survivre et celle qui doit périr (29).

Dès l'origine, tout organisme individuel est en compétition avec d'autres organismes de son espèce ou d'espèces différentes et la loi de la survivance du plus apte agit sur les formes et les fonctions des organes dans leur ensemble et sur leurs actions, réactions et interactions particulières. Cette sélection, qui semble être une sélection de l'organisme individuel, est en réalité, comme Weismann l'a indiqué, une sélection du germe héréditaire, dans ses potentialités et dans ses prédispositions diverses.

Les quatre séries connexes d'énergie physicochimique, que je

(29) Cette conception du rôle de la sélection a été vigoureusement critiquée par Le Dantec. (*Note du traducteur.*)

viens de poser comme la donnée biologique la plus fondamentale de l'évolution, peuvent être synthétisées comme suit :

Dans chaque organisme en voie d'évolution, les phénomènes de la vie représentent l'action et la réaction de quatre complexes physico-chimiques : 1° le milieu inorganique, 2° l'organisme en évolution (protoplasme et chromatine somatique), 3° le germe héréditaire, 4° le milieu vivant. Sur les actions et réactions de ces complexes, la sélection opère dans chaque organisme, lorsqu'il est en compétition avec d'autres organismes (30).

Cet énoncé implique plusieurs inconnues et spécialement celle des relations entre le germe héréditaire et les trois autres complexes : milieu inorganique, organisme en évolution, milieu vivant. Si le principe de quatre complexes commande dans l'ensemble le développement de l'organisme, il reste à découvrir s'il commande aussi l'évolution du germe héréditaire. La question de savoir si le *développement* de l'organisme a une action sur l'*évolution* du germe est la question lamarckienne, la plus embarrassante de la biologie moderne.

Nous avons donc à étudier, non pas une, mais quatre évolutions simultanées. Chacune semble en elle-même presque illimitée lorsqu'on l'examine en détail ; mais celle du germe héréditaire dépasse tellement les autres en complexité qu'elle semble infinie.

Si l'on voulait caractériser d'un mot cette conception du développement individuel et de l'évolution. on pourrait l'appeler conception *tétra-cinétique*, en raison du rôle qu'elle fait jouer aux quatre séries d'énergies internes et externes qui agissent du dedans et du dehors sur tout individu et toute espèce. Au point de vue du développement morphologique, elle est une conception *tétra-plastique* (31), en ce sens que la forme de chaque végétal et animal vivant est plastiquement façonnée par quatre séries d'énergies.

Pour conclure, nous pouvons terminer notre Préface et notre Introduction par cette remarque générale : la théorie de Darwin et l'hypothèse plus ancienne de Lamarck sont insuffisantes pour expliquer les modes de l'évolution tels que l'observation les révèle ; il est nécessaire de pousser plus avant et de mettre à l'étude une hypothèse nouvelle.

(30) Voir Osborn (H.-F.), 1917, p. 8.
(31) Osborn (H. F.), 1912, 2.

Dans les huit chapitres qui suivent, nous étudierons successivement : 1° l'évolution du milieu vivant inorganique nécessaire à la vie ; 2° l'origine de la vie, l'époque où elle est apparue et l'accumulation des diverses sortes d'énergie d'où elle est probablement issue ; 3° le développement des différenciations et des adaptations dans les formes de la vie les plus primitives qui ont survécu. Les difficultés en apparence insurmontables, que présente le problème des causes de l'évolution dans le germe héréditaire, ou chromatine héréditaire (causes qui à l'heure actuelle sont presque complètement au delà de l'observation et de l'expérience), seront mieux mises en évidence dans la deuxième partie de notre travail, où nous étudierons l'évolution des formes supérieures de l'énergie sur la terre, autant qu'on peut les suivre à partir des Protozoaires et des Bactéries jusqu'aux Mammifères les plus élevés dans l'échelle animale. On verra que les modes de cette évolution sont incompatibles avec le dogme darwinien des variations fortuites.

PREMIÈRE PARTIE

L'ADAPTATION DE L'ÉNERGIE

CHAPITRE PREMIER

PRÉPARATION DE LA TERRE A LA VIE (1)

Le milieu cosmique primitif. La terre avant l'apparition de la vie, p. 20. — L'âge de la terre et le commencement de la période biologique, p. 22. — Le milieu primitif. Les eaux avant l'apparition de la vie, p. 28. — Évaluation de l'âge des océans par la salure des eaux, p. 29. — Le milieu chimique primitif, p. 31. — Le milieu primitif. L'atmosphère, p. 33.

Les grands pionniers de la géographie (2), Hutton, Scrope, Lyell, les historiens de l'évolution dans le monde organique, tels que Darwin et Wallace (3), ont tiré de l'observation des phénomènes actuels leurs inductions sur le passé. Nous suivrons, dans notre exposé, cette méthode de « continuité », présentée pour la première fois

(1) Voir sur ce chapitre : les grands traités de géologie de de Lapparent, Haug; A. BERGET, *La vie et la mort du globe*, Flammarion, 1912; L. DE LAUNAY, *La science géologique*, Colin, 1905, *L'histoire de la terre*, Flammarion, 1917 ; S. MEUNIER, *L'évolution des théories géologiques*, Alcan, 1911, *La géologie biologique*, Alcan, 1914; B. BRUNHES, *La dégradation de l'énergie*, Flammarion, 1909 ; E. BELOT, *L'origine des formes de la terre et des planètes*, Gauthier-Villars, 1918 ; Ed. PERRIER, *La Terre avant l'histoire*, la Renaissance du livre, 1920. — R. QUINTON, *L'eau de mer et le milieu organique*, Masson, 1900 ; L. JOUBIN, *La vie dans les océans*, Flammarion, 1912 ; S. MEUNIER, *Histoire géologique de la mer*, Flammarion, 1918. — A. BERGET, *Les problèmes de l'atmosphère*, Flammarion, 1914. (*Note du traducteur.*)

(2) Sur la géographie et la géologie françaises, voir : E. de MARGERIE, *La science géologique*, E. DE MARTONNE, *La science géographique*, avec bibliographies, dans *La Science française*, Larousse, 1915, t. I. Le principe de la continuité des terrains a été affirmé pour la première fois en 1746 par GUETTARD, le créateur de la stratigraphie, dans son *Mémoire sur la nature et la situation des terrains qui traversent la France et l'Angleterre*, suivi d'autres mémoires en 1752, 1779, etc... (*Note du traducteur.*)

(3) JUDD (John W.), 191[illegible].

en 1788 par Hutton (4), qu'on peut appeler le Newton de la géologie, et développée en 1830 par Lyell (5), le maître de Darwin. La doctrine de la continuité est la suivante : la continuité actuelle exclut comme peu probables dans le passé les catastrophes et les changements violents du monde inorganique et du monde vivant; les changements et les lois du passé doivent être interprétés d'après ceux que nous observons actuellement. Tel était le secret que Darwin avait appris de Lyell (6).

LE MILIEU COSMIQUE PRIMITIF. LA TERRE AVANT L'APPARITION DE LA VIE

Examinons d'abord le milieu cosmique, le monde inorganique, tel qu'il pouvait se présenter avant l'apparition de la vie. Depuis le fameux *Discours sur les révolutions de la surface du globe* publié par Cuvier (7) en 1825, l'histoire ancienne de la terre, de ses eaux, de son atmosphère, et celle du soleil — les quatre grands complexes du milieu inorganique — ont été écrites avec une précision suffisamment approchée. L'astronomie, la physique, la chimie, la géologie et la paléontologie ont développé leurs séries d'observations avec quelques concordances, mais non sans de nombreuses divergences. Les idées fondées sur les données biologiques ne s'accordent pas toujours en effet avec celles qui sont fondées sur les données physiques et chimiques, surtout dans le problème de l'âge de la terre et de la stabilité de la surface terrestre.

L'étude de la formation de la surface terrestre est le prélude de celle du milieu inorganique dans son premier stade. D'après l'hypothèse planétaire de Chamberlin (8), la terre n'aurait pas été primitivement un globe en ignition, comme le postule l'ancienne hypothèse laplacienne de la nébuleuse originelle (9), mais un noyau de

(4) HUTTON (James), 1795.

(5) LYELL (Charles), 1830.

(6) L'actualisme remonte à Buffon. Après la période catastrophique de Cuvier, de d'Orbigny, etc., il a été restauré par Constant Prévost et Lyell et a rallié la plupart des savants. (*Note du traducteur.*)

(7) CUVIER (Georges), 1825.

(8) CHAMBERLIN (Thomas Chrowder , 1916.

(9) Cette hypothèse reste à la base de toutes les grandes théories modernes. Sur ces théories : voir H. POINCARÉ, *Leçons sur les hypothèses cosmogoniques*, 2e édit., 1913; J. PERRIN, *Atomes et lumière*, dans *Revue du mois*, février 1920, p. 164 166. (*Note du traducteur.*)

matières solides, qui se serait accru par la chute ou l'agrégation de matières planétaires passant dans la sphère d'attraction de ce noyau. La température de ces matières agrégées à la terre primitive peut n'avoir pas été très élevée ; leur mode d'agrégation progressive expliquerait l'extrême hétérogénéité et la multiplicité des poids moléculaires des corps qui ont formé les continents et les bassins océaniques. La forme actuelle de la surface terrestre est le résultat de l'action combinée de la lithosphère (les roches), de l'hydrosphère (les eaux) et de l'atmosphère (l'air). Des liquéfactions de roches se sont produites localement et occasionnellement sous l'effet de la chaleur, engendrée par des pressions croissantes, et par la radioactivité ; mais l'hypothèse planétaire présume que l'état de solide déformable, que présente actuellement la terre, a prévalu — tout au moins à la périphérie — pendant toute l'histoire de son développement, depuis le petit noyau primitif jusqu'à la masse actuelle ; elle explique la permanence des continents et des bassins océaniques. Ces conditions sont fondamentales pour l'évolution. D'après Chamberlin (10), la vie a pu exister sur la terre lorsque celle-ci avait atteint les dimensions actuelles de Mars (11).

D'après les savants (12) qui adoptent l'hypothèse traditionnelle du globe incandescent primitif, la terre a présenté d'abord une surface presque uniforme, déterminée par la densité de ses matériaux. Au cours du refroidissement de cette surface, une température a été atteinte, à laquelle les eaux de l'atmosphère ont été précipitées sur les roches superficielles et ont engendré un état liquide à haute température. Un refroidissement plus prononcé a été suivi d'une série de consolidations, qui ont produit les granites et les roches granitiques. Les portions qui étaient plus conductrices de la chaleur, et qui se sont refroidies plus rapidement, formèrent des bassins marins peu profonds, tandis que les portions mauvaises conductrices, refroidies plus lentement, émergèrent et formèrent des continents de faible altitude. La chaleur interne du globe en voie de refroidissement continue à faire son œuvre. Le cycle des transformations de la surface terrestre se complète par l'érosion des roches,

(10) Cité par P.RSSON (Louis-V.) et SCHUCHERT (Charles), 1915, p. 535.

(11) Le volume de Mars est six fois et un quart plus petit que celui de la Terre ; sa surface est le quart de celle de la Terre. (*Note du traducteur.*)

(12) Parmi lesquels BECKER (George-F.), lettre du 15 octobre 1915.

par l'accumulation des sédiments et, en conséquence, par l'affaissement des portions surchargées par ces sédiments. Il semble que le système calorifique interne soit beaucoup plus actif dans les régions continentales à refroidissement lent que dans les régions sous-océaniques à refroidissement rapide, comme le montre l'écoulement continu des roches ignées, qui, surtout à l'époque la plus ancienne de la terre — avant ou pendant l'apparition de la vie, — couvraient la plus grande partie de la surface terrestre ; le lit des océans, qui a été moins soumis à l'action calorifique interne, a toujours été relativement plan ; sauf près des côtes, il n'a subi aucune érosion.

L'AGE DE LA TERRE ET LE COMMENCEMENT DE LA PÉRIODE BIOLOGIQUE

La question de l'âge de la terre à l'état solide est le premier exemple d'un très grand désaccord entre les théories physiques et les théories biologiques. Parmi les supputations physiques, les plus notables sont celles de Lord Kelvin, de Sir G. Darwin, de Clarence King et de Carl Barus (13).

En 1879, Sir George Darwin évaluait à 56 millions d'années le temps écoulé depuis la séparation de la lune, et cette séparation est évidemment très antérieure à l'époque où la terre, refroidie et solidifiée, est devenue le milieu où la vie s'est développée. L'évaluation de Kelvin est beaucoup plus imprécise ; en 1862, il situait l'époque du refroidissement terrestre entre 20 et 400 millions d'années et indiquait 98 millions comme probable. Plus tard, en 1897, acceptant les conclusions de King et de Barus, fondées sur la durée de la stabilisation des marées, Kelvin rétrécit ces limites entre 20 et 40 millions d'années, résultat très mal accueilli par les biologistes.

Les travaux de Charles Darwin ont en effet amené les biologistes, dès 1859, à exiger une durée énorme pour le développement de l'évolution, en faisant comprendre pour la première fois que le haut degré d'évolution et de spécialisation des Invertébrés fossiles trouvés à la base des terrains paléozoïques, notamment du Cambrien, postule pour l'évolution antérieure (prépaléozoïque) une durée au

(13) BECKER (George-F.), 1910, p. 5.

moins aussi longue et même plus longue que celle de l'évolution postérieure (postpaléozoïque). En 1869, Huxley a confirmé ces vues sur l'énorme durée nécessaire pour le Prépaléozoïque ou le Précambrien ; récemment, en 1896, Poulton (14) a été d'avis que la limite supérieure de l'évaluation, présentée primitivement par Kelvin, 400 millions d'années, n'était pas excessive.

Plus tard, les supputations des physiciens ont dépassé les exigences des biologistes. En 1908, Rutherford (15) a estimé que le temps nécessaire à l'accumulation du radium contenu dans un minerai d'uranium, trouvé dans les gneiss granitiques de Glastonbury et remontant au début du Cambrien, n'était pas inférieur à 500 millions d'années. Cette évaluation physique de l'âge du Cambrien primitif est dix-huit fois plus élevée que celle que le paléontologue Walcott (16) a fondée, en 1893, sur les considérations purement géologiques du temps nécessaire à la sédimentation des couches cambriennes les plus épaisses. Les progrès récents dans la connaissance des éléments radioactifs paraissent devoir conduire à une détermination de leur âge par la méthode qu'a suggérée Rutherford. Le géologue Barrell (1917) est d'avis qu'il faut multiplier par sept ou dix les durées évaluées géologiquement, pour les faire concorder avec les résultats de la physique.

Nous admettrons que les estimations les plus sûres sont les estimations géologiques, fondées sur la durée nécessaire à la formation des sédiments, parce que l'érosion et la sédimentation impliquent des conditions de la terre, des eaux et de l'atmosphère, qui sont plus ou moins comparables aux conditions d'existence de la vie. Ces évaluations géologiques, qui commencent avec celle de John Philipps, en 1860, sont résumées dans le tableau suivant (17) :

(14) POULTON (Edward-B.), 1896, p. 808. Estimation dépassée aujourd'hui. (*Note du traducteur.*)

(15) RUTHERFORD (Sir Ernest), 1906, p. 189.

(16) WALCOTT (Charles-D.), 1893, p. 675.

(17) BECKER (George-F.), 1910, p. 2, 3, 5. Voir sur ce point les ouvrages de BERGET et de DE LAUNAY cités plus haut. Ces évaluations supposent que la vitesse d'accumulation des sédiments est constante à toutes les époques, ce qui est certainement inexact. (*Note du traducteur.*)

ÉVALUATION DU TEMPS NÉCESSAIRE A LA FORMATION DES ANCIENS DÉPOTS ET SÉDIMENTS D'APRÈS LES DURÉES OBSERVÉES DANS LES TEMPS ACTUELS.

1860 John Philipps..... 38 à 96 millions d'années.
1890 de Lapparent ..... 67 à 90 millions d'années.
1893 Walcott..... 55 à 70 millions d'années
(27 640 000 depuis la base du Cambrien paléozoïque, 17 500 000 et davantage pour le Prépaléozoïque).
1899 Geikie..... 100 à 400 millions d'années
(minimum 100 000 000, maximum 400 000 000, d'après les sédimentations les plus lentes qui soient connues).
1909 Sollas..... 34 à 80 millions d'années
(80 millions, en admettant que les sédimentations prépaléozoïques aient demandé autant de temps que les sédimentations qui se sont produites à partir du Cambrien, avec une marge pour les lacunes dans la série stratigraphique).

Ces estimations correspondent à une épaisseur maxima de 100 kilomètres dans l'accumulation totale des roches sédimentaires, ou à une couche de 700 mètres de roches ignées uniformément répandue sur la surface totale de la terre (18). D'après ces données exclusivement géologiques, qu'on peut adopter comme suffisamment approchées, l'âge de la vie doit être évalué en dizaines de millions d'années.

Ces données concordent approximativement avec celles qui résultent d'une méthode d'évaluation complètement indépendante, fondée sur la concentration du chlorure de sodium (sel ordinaire) dans les océans (19). Pour comprendre le principe de cette méthode, il faut examiner sommairement la géographie et la chimie de la terre primitive.

La meilleure façon d'imaginer l'état de la terre primitive avant l'apparition de la vie est de considérer la surface de la lune, telle qu'elle a été formée par l'action volcanique, sans érosions ni sédimentations appréciables, par suite du manque d'eau.

La croûte terrestre était alors formée principalement de masses granitiques injectées dans les couches stratifiées (*batholithes*) et de coulées volcaniques plus superficielles. On y trouvait aussi des cendres volcaniques, du sable, des micas dérivés des granites, de

(18) CLARKE (F.-W.), 1916, p. 30.
(19) Voir plus bas : Évaluation de l'âge des océans par la salure des eaux, p. 29.

l'argile due à la désagrégation de feldspaths granitiques, des agglomérés d'argile et de sable, du gypse issu de sources minérales.

Les roches nues et les terrains primitifs étaient impropres à toute forme de vie, qui n'était pas adaptée à se nourrir directement d'éléments chimiques ou de leurs composés les plus simples, et à

FIG. 2. — La surface de la lune.

« *La meilleure façon d'imaginer la terre primitive avant l'apparition de la vie est de considérer la surface de la lune.* » *Portion de la surface de la lune mesurant un grand nombre de kilomètres, illuminée par le soleil levant ou couchant et montrant des cratères et des coulées de lave. Le* Meteor Crater *de l'Arizona, connu autrefois sous le nom de* Coonbutt (*une large excavation, de 1372 mètres de diamètre et de 1829 mètres de profondeur, formée par la chute d'un météore*), *présente des analogies frappantes avec les cratères de la lune et suggère que ces cratères, au lieu d'être le produit d'actions volcaniques, ont été creusés par le formidable choc de masses météoriques.* (*Photographie de l'Observatoire du Mont Wilson.*)

transformer l'énergie sans l'aide bienfaisante du soleil. Les seuls organismes aptes à vivre aujourd'hui dans un milieu aussi inhospitalier sont certaines Bactéries (20), qui se nourrissent directement d'éléments chimiques.

Il est intéressant de noter que, pendant les périodes où la lumière du soleil était partiellement interceptée par la vapeur d'eau et les gaz de l'atmosphère, l'*état volcanique primitif de la surface ter-*

(20) Les Sulfo-bactéries, les Bactéries nitrifiantes, les Bactéries des sources ferrugineuses. Voir M. JUNGANO et A. DISTASO, *Les anaérobies*, Masson, 1910. (*Note du traducteur.*)

restre a pu alimenter la vie en éléments chimiques importants, ainsi qu'en énergie calorifique d'origine aquatique et terrestre. Les émanations volcaniques contiennent (21) de l'hydrogène libre, de l'oxyde de carbone et de l'anhydride carbonique, des hydrocarbures tels que le formène (CH^4) et du chlorure d'ammonium ($ClNH^4$) ; ce dernier composé est souvent très abondant. Les eaux volcaniques contiennent aussi parfois certains sels d'ammonium (NH^4), qui peuvent avoir fourni à la vie ses premiers éléments, l'azote par exemple. Dans le *Devil's Inkpot* du *Yellowstone Park*, le sulfate d'ammonium forme 83 p. 100 des sels dissous ; il est le principal constituant de la liqueur mère d'où sont issues les fumerolles de Toscane, après cristallisation de l'acide borique. Une source chaude des bords du *Clear Lake*, en Californie, contient 1 gr. 536 par litre de bicarbonate d'ammonium.

La plupart des sédiments fins et des matières détritiques, qui couvrent maintenant les trois quarts des continents et d'où la plus grande partie du sodium est issue, manquaient à la terre primitive. La surface originelle de la terre était formée exclusivement de granites et d'autres roches éruptives (22), constituées essentiellement par des feldspaths sodiques, dont le sodium marin est un dérivé. Les eaux issues de ces roches sont relativement plus riches en silice que les eaux issues des terrains sédimentaires modernes. Ils fournissent aussi un milieu favorable au développement d'organismes inférieurs (ou à leurs ancêtres), tels que les Diatomées actuelles, les Radiolaires et les Éponges, qui ont un squelette composé de silice hydratée, l'opale de la minéralogie.

La décomposition et, par suite, l'érosion des roches massives étaient plus lentes qu'aujourd'hui ; car aucun des agents vivants, Bactéries, Algues, Lichens, Plantes plus évoluées, qui travaillent actuellement à la désagrégation des granites et des roches éruptives dans toutes les régions humides de la terre, n'était encore apparu. Il existait, d'autre part, de beaucoup plus grandes étendues de ces roches.

En somme, pour imaginer la terre primitive avant l'apparition de la vie, nous devons *faire abstraction* de tous les dépôts minéraux, qui, tels qu'ils existent aujourd'hui, sont surtout d'origine orga-

(21) CLARKE (F.-W.), 1916, chap. VIII ; voir aussi p. 197, 199, 243, 244.
(22) BECKER (George-F.), 1910, p. 12.

TABLEAU I

DISTRIBUTION MOYENNE DES ÉLÉMENTS CHIMIQUES TERRESTRES, ATMOSPHÉRIQUES ET AQUATIQUES A L'ÉPOQUE ACTUELLE (23)

(Les bio-éléments sont en italique.)

	LES ROCHES (LITHOSPHÈRE) 93 %	LES EAUX (HYDROSPHÈRE) 7 %	L'ATMOSPHÈRE	MOYENNE, Y COMPRIS L'ATMOSPHÈRE
Oxygène	47,33	85,79	20,8 (variable dans une certaine mesure).	50,02
Silicium	27,74	—	—	25,80
Aluminium	7,85	—	—	7,30
Fer	4,50	—	—	4,18
Calcium	3,47	0,05	—	3,22
Potassium	2,46	0,04	—	2,28
Sodium	2,24	1,14	—	2,36
Magnésium	2,24	0,14	—	2,08
Titane	0,46	—	—	0,43
Hydrogène	0,22	10,67	variable	0,95
Carbone	0,19	0,002	variable	0,18
Phosphore	0,12	—	—	0,11
Soufre	0,12	0,09	—	0,11
Fluor	0,10	—	—	0,10
Baryum	0,08	—	—	0,08
Manganèse	0,08	—	—	0,08
Chlore	0,06	2,07	—	0,20
Brome	—	0,008	—	—
Srontium	0,02	—	—	0,02
Azote	—	—	78,0 (variable dans une certaine mesure).	0,03
Tous les autres éléments	0,50	—	—	0,47

nique : les carbonates et les phosphates de calcium (24), les graphites, la silice provenant des spicules d'Éponges et des Radiolaires, les dépôts de fer produits par des Bactéries, l'humus du sol contenant des acides organiques, les détritus provenant de granites et d'autres roches rongées par les Bactéries et la vase calcaire et siliceuse du fond de l'océan, formée par les coquilles de Foraminifères et par les squelettes de Diatomées, de Radiolaires et de

(23) CLARKE (F.-W.), 1916, p. 34.

(24) Il paraît improbable que des organismes aient commencé à se servir de carbone et de phosphore à l'état libre; ils disposaient probablement dès l'origine de carbonates et de phosphates résultant d'oxydations et de décompositions (W.-J. GIES). L'apatite, fluo-phosphate de calcium, est un constituant presque universel des roches ignées, mais s'y trouve en très petites quantités. Dans plus de mille analyses de ces roches, le titre moyen d'anhydride phosphorique P^2O^5 est de 0,25 p. 100 (F.-W. CLARKE).

Spongiaires. Ainsi, avant l'apparition des Bactéries, des Algues, des Foraminifères, des Plantes inférieures et des premiers Invertébrés, la surface de la terre était très différente de ce qu'elle est aujourd'hui ; et la composition chimique actuelle de la matière terrestre, des océans, de l'atmosphère, telle qu'elle figure ci-dessus au tableau I, n'est aucunement la même que la composition primitive d'il y a quatre-vingts millions d'années.

Dans ce tableau, tous les bio-éléments, qui entrent plus ou moins fréquemment dans les composés organiques, figurent en italique ; ils témoignent que *la vie a recueilli et utilisé à peu près tous les éléments chimiques qu'on rencontre fréquemment* dans les roches (lithosphère), dans les eaux (hydrosphère) et dans l'atmosphère, à l'exception de l'aluminium, du baryum et du strontium, qui sont extrêmement rares dans les composés organiques, ainsi que du titane, qui n'a jusqu'à présent été trouvé dans aucun bio-élément. Mais ces corps eux-mêmes apparaissent dans les composés organiques artificiels, témoignant ainsi d'une affinité chimique organique, sans « tendance » biologique. Il est important de remarquer que, dans les bio-éléments comme dans les éléments chimiques de la lithosphère et de l'hydrosphère, les corps de faible masse atomique (tableau II, p. 48-49) prédominent sur les corps de masse atomique élevée.

LE MILIEU PRIMITIF. LES EAUX AVANT L'APPARITION DE LA VIE

Dans l'hypothèse de Laplace et celles qui en dérivent, les eaux sont issues de l'atmosphère primitive. Dans l'hypothèse de Chamberlin (25) et de Moulton (26), la plus grande partie des eaux ont été graduellement émises sous forme de vapeur par les sources chaudes de l'intérieur de la terre. Comme l'observe Suess : « C'est la masse terrestre qui a produit ses océans ».

Nous avons peu de preuves de la stabilité de la terre pendant la période archéozoïque, dont les débuts remontent à quelque 80 millions d'années. A partir du Cambrien, pendant les derniers 30 millions d'années, la stabilité de la terre a été si grande

(25) CHAMBERLIN (Thomas Chrowder), 1916.
(26) MOULTON (F.-R.), 1912, p. 244.

que les marées océaniques et les courants dus aux marées n'ont pas cessé de se maintenir tels qu'ils sont aujourd'hui, ainsi que le démontrent les nombreux plissements et maint autre témoignage de la régularité des marées périodiques dans les couches les plus anciennes (27).

La chimie des mers primitives inorganiques, comme celle de la terre, est un problème qu'on ne peut résoudre que par induction, en faisant abstraction des éléments chimiques qui se sont introduits à mesure que le globe vieillissait. Le contenu relativement simple des mers primitives peut être induit en éliminant les produits minéraux et organiques, qui ont été entraînés de la terre dans les eaux pendant les derniers 80 à 90 millions d'années, et de ceux qui y ont été précipités par certaines réactions chimiques, comme la réaction du chlorure de calcium sur le phosphate de sodium, par exemple, qui a précipité le phosphate de calcium et dissous le chlorure de sodium (28). Les eaux actuelles des océans sont riches en sels enlevés par dissolution aux roches des continents.

Nous arrivons ainsi à une première conclusion, qui nous est personnelle, sur l'aire géographique où la vie a pris naissance : il est probable que la vie est apparue sur les continents, soit dans les crevasses humides des rochers ou du sol, dans les eaux douces des étangs, soit dans les eaux légèrement salées, sur les bords des mers primitives. L'hypothèse généralement adoptée fait naître la vie dans les eaux douces des océans primitifs, considérés comme des réservoirs chimiques, alors que les étangs et les lacs auraient été trop éphémères pour recueillir les sels de la terre.

ÉVALUATION DE L'AGE DES OCÉANS PAR LA SALURE DES EAUX

En 1715, Edmond Halley suggérait déjà que la concentration du sel dans les océans pouvait fournir une évaluation de leur âge; Becker (29), qui admettait l'existence d'un océan primitif d'eau douce, l'a évaluée, en 1910, à 50 ou 70 millions d'années, avec plus de probabilités pour la limite supérieure. L'accumulation du sodium

(27) Becker (George-F.), 1910, p. 18.
(28) W.-J. Gies.
(29) Becker (George-F.), 1910, p. 16-17.

a été probablement plus rapide dans les premières époques géologiques qu'elle ne l'est aujourd'hui, parce que la plus grande partie de la surface de la terre était alors couverte de roches granitiques et ignées, qui ont été largement recouvertes et remplacées depuis par des roches sédimentaires ; la concentration du sodium d'origine terrestre dans la mer a été ainsi constamment en diminuant (30). Cette hypothèse suppose que l'océan primitif n'englobait aucun continent et que la surface des continents n'était pas beaucoup plus étendue qu'aujourd'hui (soit de 20,6 à 25 p. 100 de la surface du globe).

AGE DES OCÉANS D'APRÈS LA CONCENTRATION DU SODIUM (31).

1899	J. Joly	80 à 90 millions d'années.
1900	—	90 à 100 millions d'années.
1909	Sollas	90 à 150 millions d'années.
1910	Becker	50 à 70 millions d'années.
1911	F.-W. Clarke et Becker	94 712 000 années.
1915	Becker	60 à 100 millions d'années.
1916	Clarke	un peu moins de 100 millions d'années.

De la moyenne de ces chiffres, il résulte que l'âge de l'océan, depuis l'époque où la terre a revêtu sa forme actuelle, peut être évalué à un peu moins de 100 millions d'années. Les 63 millions de tonnes de sodium, que la mer a reçues annuellement par désagrégation des roches continentales, se sont unies à leur équivalent de chlore pour former le sel (ClNa) des mers existantes (32). Ainsi tout leur contenu actuel : sulfates et chlorures de sodium et de magnésium, potassium, calcium, corps chimiques plus rares qui entrent dans les composés de la vie, tels que cuivre, fluor, bore, baryum, tous ces éléments dérivés des continents étaient beaucoup moins abondant dans les mers primitives qu'ils ne le sont aujourd'hui. Cependant, dès l'origine, l'air contenu dans l'eau des mers était beaucoup plus riche en oxygène que dans l'atmosphère (33).

Comparée à l'eau des mers primitives, qui, d'après nos inductions, était théoriquement plus douce, dénuée de sel marin et d'azote, l'eau des mers actuelles est un milieu chimique idéal pour la vie.

(30) BECKER (George-F.), 1915, p. 201 ; 1910, p. 12.
(31) D'après BECKER (George-F.), 1910, p. 3-5, et CLARKE (F.-W.), 1916, p. 50, 152.
(32) BECKER (George-F.), 1910, p. 7, 8, 10, 12.
(33) PIRSSON (Louis-V.), et SCHUCHERT (Charles), 1915, p. 84.

Cette adaptation spéciale de l'eau de mer actuelle aux conditions biochimiques présentes ressort d'une façon très intéressante de la comparaison entre sa composition, telle que la donne Henderson (34), et la composition chimique du fluide le plus important qui se trouve dans le corps des animaux supérieurs : le sérum du sang.

COMPOSITION CHIMIQUE DE L'EAU DE MER ACTUELLE ET DU SÉRUM SANGUIN

ÉLÉMENTS CHIMIQUES DE LA VIE	TITRE DANS L'EAU DE MER	TITRE DANS LE SÉRUM SANGUIN
Chlore	55,27 %	45,0 %
Sodium	30,59	39,0
Magnésium	3,79	0,4
Calcium	1,20	1,0
Potassium	1,11	2,7
SO^4 (radical des sulfates)	7,66	—
CO^3 (radical des carbonates)	0,21	12,0
Brome	0,19	—
PO4 (radical des phosphates)	—	0,4

LE MILIEU CHIMIQUE PRIMITIF

Puisque les mers primitives étaient moins riches que les mers actuelles en composés azotés d'origine terrestre dérivant indirectement de l'atmosphère, puis de la terre elle-même par l'action des Bactéries nitrifiantes, l'hypothèse de l'*origine marine du protoplasme* n'est pas compatible avec l'insuffisance de titre des matières azotées dans les eaux originelles. Ses partisans invoquent sans doute que les premiers océans possédaient déjà de l'azote et tous les sels marins actuels ; mais les proportions relatives étaient différentes.

Cette absence ou cette extrême dilution des bio-éléments dans les océans pendant une longue période semble donc nous amener à abandonner l'ancienne conception grecque de l'origine marine de la vie et à conclure que les organismes inférieurs sont nés soit dans des terres humides, soit dans des eaux continentales qui contenaient de l'azote. Sur les continents, les azotates et les azotites ont pu être formés par la synthèse de l'oxygène et de l'azote dans

(34) HENDERSON (Lawrence-J.), 1913, p. 187.
Cette analogie a été remarquée depuis longtemps ; elle est le fondement d'une thérapeutique très ancienne. Elle a été spécialement mise en évidence par R. Quinton : *L'eau de mer milieu organique*, Masson, 1904, p. 246-321. (*Note du traducteur.*)

les décharges électriques des ouragans et existèrent probablement bien avant l'apparition de la vie. Ces corps et leurs composés, si essentiels au développement du protoplasme, ont pu se *concentrer* dans les *étangs* en proportion particulièrement *favorable à la naissance du protoplasme* (35).

Il semble également probable que chacune des grandes phases ultérieures de la vie plus évoluée — la phase des Bactéries, celle des Algues bleues et vertes, et la phase des Protozoaires — se soit d'abord développée dans les eaux douces, l'habitat marin ayant été postérieur. La vie a pu s'étendre peu à peu de la terre et des eaux douces à la mer. La succession des formes marines a été sans doute déterminée elle-même, dans une certaine mesure, par l'adaptation à une concentration saline croissante des eaux marines. L'invasion de certains continents par la mer à une époque très ancienne est démontrée par l'extrême richesse et la profusion de la vie marine du Cambrien et même du Précambrien, qui supposent une durée beaucoup plus longue de la période biologique précambrienne.

Il n'est guère douteux que la vie soit née dans un milieu aquatique (H^2O), car l'hydrogène et l'oxygène sont au même rang que l'azote comme bio-éléments primordiaux. L'eau est le corps le plus approprié (36) à la vie, à la fois comme dissolvant et comme véhicule. Elle est, en outre, un facteur de stabilité biologique par son inaptitude à réagir sur un grand nombre de substances et notamment sur la plupart des substances organiques. Dans toutes les modifications électriques de ses dissolutions, l'eau reste elle-même très stable, parce que ses deux atomes d'hydrogène et son atome d'oxygène sont difficilement dissociables; leur union fournit aux organismes vivants une série de propriétés, qui sont les conditions primordiales de l'activité physiologique et fonctionnelle. Enfin la grande tension superficielle de l'eau est de la plus haute importance pour le développement des végétaux et joue un rôle essentiel à l'égard des colloïdes, qui sont la substance protoplasmique de la vie.

La propriété la plus importante de l'eau, pour l'application à la vie de notre conception de l'action, la réaction et l'interaction, est

(35) Hypothèse présentée par le professeur W.-J. GIES.

(36) Ces indications sur le rôle de l'eau ont été empruntées pour la plupart à l'ouvrage très suggestif de HENDERSON (Lawrence-J.), 1913 : *The Fitness of the environment.*

sa propriété de diélectrique. L'eau ne se décompose elle-même que faiblement en particules chargées électriquement, qu'on appelle des *ions*; mais, lorsqu'elle contient des substances électrolytiques dissoutes, elle possède une grande conductivité électrique, propriété très importante pour les réactions des molécules et des atomes dans l'ionisation. L'eau est ainsi de beaucoup l'ionisant le plus important et a été probablement essentielle au mécanisme de la vie depuis ses origines (37).

LE MILIEU PRIMITIF. L'ATMOSPHÈRE

Il est significatif que les organismes les plus simples qui soient connus tirent leurs éléments chimiques en partie de la terre, en partie de l'eau et en partie de l'atmosphère. Il est vraisemblable qu'il en a été également ainsi pour les formes vivantes primitives. Cependant Charles Schuchert pense que les bio-éléments étaient surtout accessibles dans la vie marine et que la vie terrestre n'a été possible qu'à la fin de l'époque précambrienne, à cause de l'insuffisance d'oxygène; c'est alors qu'apparurent les premières roches rouges, et leur présence témoigne d'une atmophère largement oxygénée.

Une des questions litigieuses concernant l'atmosphère primitive est, en effet, de savoir si elle contenait de l'oxygène libre (38). Les premières formes de la vie dépendent probablement de l'oxygène atmosphérique, quoique certaines Bactéries (39), les *Anaérobies*, soient capables de s'en passer.

L'atmosphère primitive était lourdement chargée de vapeur d'eau (H^2O), qui s'est abondamment condensée depuis par refroidissement. Dans les premières périodes de l'histoire de la terre, les volcans (40) déversaient aussi dans l'atmosphère de beaucoup plus grandes quantités d'anhydride carbonique (CO^2) qu'ils ne le font aujourd'hui. La proportion d'anhydride carbonique dans l'atmosphère actuelle est en moyenne d'environ 3 p. 10000; mais il n'est guère douteux que l'atmosphère primitive ait contenu des quantités bien plus élevées de ce gaz, qui, avec l'eau et l'azote, est l'élé-

(37) HENDERSON (Lawrence-J.), 1913, p. 256.
(38) BECKER (George-F.), lettre du 15 octobre 1915.
(39) Et certains Champignons (Levures, Mucor, etc.). (*Note du traducteur.*)
(40) HENDERSON (Lawrence-J.), 1913, p. 134.

ment chimique le plus important pour la naissance et le développement de la matière vivante. L'anhydride carbonique atmosphérique est constamment absorbé aujourd'hui par les plantes, qui fixent le carbone et dégagent de l'oxygène libre ; il est entraîné aussi par la pluie. Mais, d'autre part, la respiration des animaux, la combustion des substances carbonées, les émanations et les éruptions volcaniques en rejettent continuellement une grande quantité dans l'atmosphère (41).

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible d'admettre l'existence d'organismes, qui, dès leur origine, n'aient pas consisté en protoplasme contenant de l'hydrogène, de l'oxygène, de l'azote et du *carbone*. Il est probable que l'anhydride carbonique, qui a été sans doute la première source du carbone, a été réduit dans le milieu primitif par d'autres agents que les agents chlorophylliens, par des actions chimiques simples.

Puisque le carbone est un élément moins prédominant (42) que l'azote dans les opérations vitales des Bactéries les plus simples, nous ne pouvons pas admettre la théorie qui met l'anhydride carbonique sur le même plan que l'eau comme composé essentiel de la matière vivante originelle ; il est probable que l'anhydride carbonique a été surtout utilisé à partir du stade chlorophyllien de l'évolution végétale ; car jusqu'à l'apparition de la chlorophylle, la vie était mal outillée pour extraire en grandes quantités l'anhydride carbonique de l'atmosphère (43).

Les éléments stables de l'atmosphère actuelle, dont les proportions peuvent être évaluées, sont essentiellement les suivantes (44) :

	TITRE EN POIDS	TITRE EN VOLUME
Oxygène	23,024	20,941
Azote	75,539	78,122
Argon	1,437	0,937
	100,000	100,000

(41) Sur cette question du rôle de CO^2, voir S. ARRHÉNIUS, *L'Évolution des mondes*, Béranger, 1910, p. 42 et suiv. (*Note du traducteur.*)

(42) JORDAN (Edwin-O.), 1908, p. 66.

(43) Ces Bactéries, ne pouvant prendre directement leur carbone dans l'air, ni l'emprunter à des matières végétales et animales encore inexistantes, l'auraient tiré de composés chimiques hydrocarbonés. (*Note du traducteur.*)

(44) CLARKE (F.-W.), lettre du 7 mars 1916.

On y trouve toujours de l'anhydride carbonique (CO^2), dont le titre est d'environ 3 p. 10 000, et de l'eau (H^2O) en quantité variable, et, outre l'argon, des traces de gaz rares : hélium, xénon, néon, crypton. Aucun des gaz rares qui ont été découverts dans l'atmosphère, tels que l'hélium, l'argon, le xénon, le néon, le crypton et le niton — ce dernier est une émanation du radium, — n'ont jusqu'ici de relation connue avec les opérations de la vie. L'anhydride carbonique (45) existe dans l'atmosphère comme un réservoir inépuisable de carbone, dont la provision n'est que légèrement réduite par l'absorption chlorophyllienne des végétaux et la dissolution dans les eaux terrestres et marines. Miscible à l'air, dont il possède ainsi la mobilité, doué d'un coefficient élevé d'absorption, universellement répandu, il constitue un réservoir de carbone pour le développement des plantes et des animaux; l'action de l'énergie rayonnante le rend utilisable pour les usages biologiques. Les solutions aqueuses d'anhydride carbonique forment de l'acide carbonique (CO^3H^2), un des rares exemples de décomposition biologique de l'eau. Ce composé est si instable qu'il n'a jamais pu être isolé. L'anhydride carbonique se dégage non seulement dans la respiration des plantes, avec fixation d'oxygène, mais encore par l'action de certaines Bactéries anaérobies, dans des fermentations effectuées en l'absence d'oxygène libre, comme par exemple dans l'action catalytique de la zymase, l'enzyme de la levure de bière, qui est soluble dans l'eau. Loeb (46) insiste sur l'importance des bicarbonates comme régulateurs dans le développement des organismes marins, par leur action neutralisante (47) sur les solutions dans lesquelles vivent les animaux marins. La vie des animaux d'eau douce est également prolongée par l'addition de bicarbonates.

(45) Henderson (Lawrence-J), 1913, p. 136-139.

(46) Loeb (Jacques), 1906, p. 96, 97.

(47) Le mécanisme est le suivant : les Algues marines, en assimilant, prennent CO^2 à CO^3HNa ($2CO^3HNa = CO^3Na^2 + CO^2 + H^2O$), d'où formation de CO^3Na^2 et augmentation d'alcalinité. L'absorption de CO^2 par CO^3Na^2 compense cette alcalinité. Il y a là un mécanisme régulateur, dû à la tension de dissolution de CO^3HNa. (*Note du traducteur.*)

CHAPITRE II

LE SOLEIL ET LES ORIGINES PHYSICO-CHIMIQUES DE LA VIE (1)

Chaleur et lumière primitives, p. 36. — Bio-éléments existant dans le soleil, p. 38. — Propriétés cosmiques et biologiques des bio-éléments principaux, p. 40. — La chaleur solaire dans le milieu primitif. L'énergie électrique, p. 46. — Emprunts d'énergie à la lumière solaire, p. 51. — L'action et la réaction considérées comme propriétés adaptatives des bio-éléments, p. 54. — Interaction (corrélation) dans les propriétés des bio-éléments, p. 56. — L'adaptation dans l'état colloïdal, p. 58. — Hypothèses sur les états physicochimiques primordiaux de la vie, p. 59. — Évolution des composés organiques nouveaux, p. 61. — Évolution des interactions, p. 63. — Différenciation physicochimique, p. 69.

Nous allons considérer maintenant le soleil comme la source de chaleur, de lumière et d'autres formes d'énergie, qui ont présidé à l'apparition de la vie et de tous les éléments chimiques entrant dans la composition de la matière vivante (bio-éléments).

CHALEUR ET LUMIÈRE PRIMITIVES

Il est possible que, dans les premiers stades de l'histoire terrestre,

(1) Voir sur ce chapitre : H. LENICQUE, *Théorie chimique de la formation de la terre et des roches terrestres*, Hermann, 1910 ; S. MEUNIER, *La géologie biologique*, Alcan, 1914 ; A. GAUTIER, *La chimie de la cellule vivante*, Gauthier-Villars et Masson, s. d. ; F. Le DANTEC, *La matière vivante, la forme spécifique*, Gauthier-Villars et Masson, s. d. ; G. MATISSE, *Action de la chaleur et du froid sur l'activité des êtres vivants*, Larose, 1919 ; J. DUCLAUX *La chimie de la matière vivante*, Alcan, 1910, *Les Colloïdes*, Gauthier-Villars, 1920; E. LAMBLING, *Précis de biochimie*, Masson, 2e édit., 1919.

Sur la catalyse, les enzymes, anticorps et antigènes : P. Sabatier, *La catalyse en chimie organique*, 2 éd., Béranger, 1920 ; E. GLEY, *Traité élémentaire de physiologie*, J.-B. Baillière, 4e édit., 1918-1919 ; ARMAND-DELILLE, *Le mécanisme de l'immunité*, t. I : *Anticorps, antigènes*, Masson, 1910; M. NICOLLE, E. CÉSARI et C. JOUAN, *Toxines et antitoxines*, Masson, 1919 ; E. BURNETT, *Microbes et toxines*, Flammarion, 1919.

Sur les corrélations fonctionnelles humorales : E. GLEY, *Essais de philosophie et d'histoire de la biologie*, Masson, 1900 ; *Les sécrétions internes*, J.-B. Baillière, 1914 ; *Quatre leçons sur les sécrétions internes*, J.-B. Baillière, 1920. (*Note du traducteur.*)

la lumière et la chaleur solaires aient été différentes en quantité de ce qu'elles sont aujourd'hui. Autant qu'on peut en juger par les faits constatés, il est probable que, si elles ont présenté des différences appréciables, elles ont été plus abondantes qu'aux temps actuels. Mais, si elles ont été plus grandes, l'atmosphère a dû être plus remplie de nuages — comme celle de Vénus paraît l'être actuellement — et a dû réfléchir dans l'espace interplanétaire beaucoup plus que les 45 p. 100 des radiations incidentes qu'elle réfléchit aujourd'hui. Sur la surface terrestre, sous la couche des nuages, la température n'a pas été nécessairement beaucoup plus élevée que la température moyenne actuelle ; mais elle était certainement beaucoup plus uniforme et beaucoup plus humide, alors que la quantité de lumière solaire qui atteignait la surface de la terre pouvait être moins élevée et plus irrégulière.

Voici quelques-unes des raisons pour lesquelles les actions solaires primitives sur la terre ont pu différer des actions présentes :

Il semble probable que la surface inanimée de la terre était analogue à celle de la lune actuelle, couverte, non seulement de roches ignées, mais d'amas et de débris concentrant la chaleur, tels que Russell (2) les a décrits récemment ; si la terre, comme la lune, n'avait pas eu d'atmosphère, la réflexion de sa surface n'aurait déterminé qu'une perte de 40 p. 100 de la chaleur solaire. Mais une quantité abondante de vapeur d'eau et d'anhydride carbonique contenue dans l'atmosphère formait probablement un écran, arrêtant les radiations solaires qui avaient pénétré jusqu'à sa surface et faisant obstacle aux variations de température. Il y avait ainsi sur la terre primitive une plus grande régularité dans l'approvisionnement de la chaleur solaire, avec plus d'humidité.

En somme, si l'atmosphère primitive contenait plus de vapeur d'eau et d'anhydride carbonique que l'atmosphère actuelle, son pouvoir réflecteur de la chaleur et de la lumière solaires était plus considérable. La surface de la terre, couverte de débris épars, aurait retenu une plus grande quantité de la chaleur qui l'atteignait *directement* ; mais avec une telle atmosphère, une très petite partie des radiations solaires pénétrait directement jusqu'à elle. Ce qui est vrai pour la lumière, l'est également pour la chaleur. D'autre part, l'opacité

(2) Russell (H.-N.), 1916, p. 75.

plus grande de l'atmosphère tendait à maintenir à la surface une température voisine de la température actuelle, malgré la pénétration d'une moindre quantité de chaleur.

Il est aussi possible que les premières formes de la vie aient emprunté de l'énergie à la terre par les sources chaudes et la chaleur des régions volcaniques. Ceci s'accorderait d'une façon générale avec le fait que les organismes les plus primitifs qui aient survécu, les Bactéries, ont besoin plutôt de chaleur que de lumière pour maintenir leur énergie.

Nous avons donc constaté jusqu'ici que la terre, l'eau et l'atmosphère primitives contenaient tous les éléments chimiques et des composés importants — eau, nitrates, anhydride carbonique, — qui sont essentiels à la vie dans ses divers stades de Bactérie, de Végétal préchlorophyllien, d'Algue et de Végétal chlorophyllien supérieur.

BIO-ÉLÉMENTS EXISTANT DANS LE SOLEIL

Un premier pas vers la naissance de la vie a été la coordination ou la composition d'éléments, qui semblent n'être jamais entrés auparavant en combinaison chimique et dont la plupart sont largement distribués dans le spectre solaire. Avant d'examiner leurs propriétés, il est intéressant d'en rechercher l'existence dans le soleil et par suite dans l'univers. Ce sont ces propriétés, fondements des fonctions et des adaptations vivantes, qui relient toutes les formes de la vie à l'univers depuis la Monade jusqu'à l'Homme.

Voyons d'abord d'où proviennent les quatre bio-éléments principaux : hydrogène, oxygène, azote et carbone.

Sauf l'hydrogène et l'oxygène, les principaux éléments, qui entrent dans la composition du protoplasme vivant, sont des constituants moins importants de la matière répandue dans l'espace que les éléments qui entrent dans la composition des roches (3). A part l'hydrogène, leurs raies sont le plus souvent peu accentuées dans le spectre solaire et n'apparaissent qu'avec une forte dispersion. L'*hydrogène*, au contraire, est représenté par de fortes raies, comme le montrent les spectres des protubérances solaires, car il se ren-

(3) Russell (H.-N.), lettre du 6 mars 1916.

contre toujours à proximité de la surface des astres incandescents. Dans la chromosphère (atmosphère supérieure du soleil), l'hydrogène n'est pas en état de combustion et ses fines protubérances font apparaître des radiations analogues à celles du tube à vide (4). Les raies de l'*oxygène* sont relativement pâles ; dans les taches solaires, l'oxygène apparaît surtout en combinaison avec le titane (oxyde de

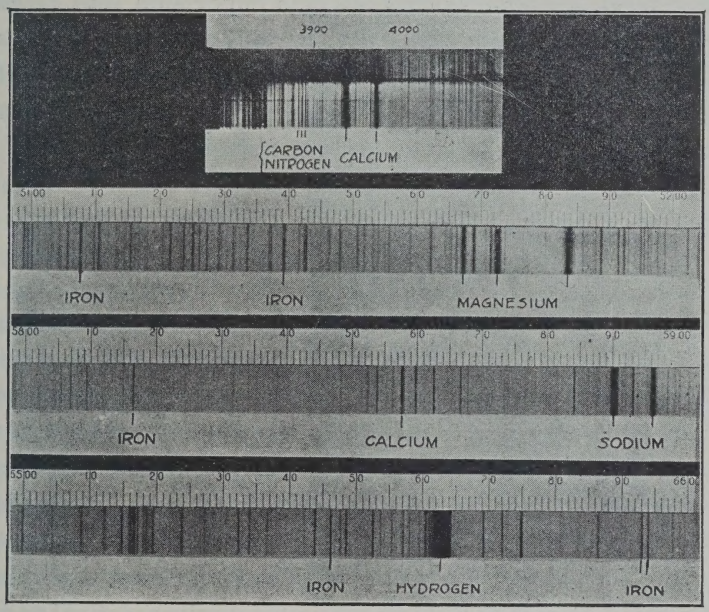


FIG. 3. — Bio-éléments dans le soleil.

Trois régions du spectre solaire avec les raies des éléments chimiques essentiels à la vie : carbone, azote, calcium, fer, magnésium, sodium et hydrogène. De l'Observatoire du mont Wilson. — Iron = Fer.

titane TiO^2), quoiqu'une raie triple de l'extrême rouge semble lui appartenir.

Les raies de l'*azote*, qui vient ensuite comme bio-élément essentiel, s'étalent dans les bandes de cyanogène de l'ultra-violet, qui sont rendues visibles par la spectrophotographie. Les nombreuses raies du *carbone* apparaissent dans le vert ; elles sont relativement brillantes à la périphérie du soleil, on les trouve aussi dans les comètes ; les météorites carbonatés (Orgueil, Kold Bokkeveld, etc...) sont bien connus. On rencontre du graphite dans le fer d'origine météorique.

(4) HALE (George-Ellery), lettre du 10 mars 1916.

Parmi les éléments métalliques qui entrent dans les composés de la vie, le *fer*, le *sodium* et le *calcium* sont représentés par de fortes raies du spectre solaire ; par contre, les raies du *potassium* sont faibles. Sur les huit métaux et les deux métalloïdes, carbone et silicium, qu'on rencontre le plus fréquemment dans la croûte terrestre, six produisent les raies les plus accentuées du spectre solaire.

En général, les bio-éléments les plus importants sont largement distribués dans le monde stellaire, surtout dans les astres les plus chauds, et l'hydrogène est universel. Le phosphore, le soufre et le chlore, qui entrent dans la composition de la vie, n'ont pas été mis en évidence jusqu'ici dans le spectre solaire.

PROPRIÉTÉS COSMIQUES ET BIOLOGIQUES DES BIO-ÉLÉMENTS PRINCIPAUX (5)

Parmi les quatre-vingts éléments chimiques (ou davantage) qui ont été découverts jusqu'à présent, vingt-neuf au moins apparaissent dans les organismes vivants, soit invariablement, soit fréquemment, soit rarement, ainsi que le montre le tableau II (p. 48-49) des bio-éléments. Qu'ils soient essentiels, qu'ils se présentent fréquemment ou rarement, chacun d'eux, comme nous le montrerons plus loin, a un rôle simple ou complexe dans le fonctionnement des organismes.

L'*hydrogène*, bio-élément dont le poids atomique est le plus faible, est composé d'atomes dont les électrons (électricité négative) ne représentent, d'après Rutherford (6), que 1/1800^{e} de la masse atomique. Ces électrons (7) s'échappent de métaux frappés par la lumière ultra-violette et peuvent être libérés par toute une série d'actions. L'hydrogène est présent dans tous les acides et la plupart des composés organiques. A masse égale, sa combustion dégage le maximum de chaleur (8).

Le *cation* (9) hydrogène constitue un facteur très important de

(5) Sur ces éléments et leur rôle, voir E. Lambling, *Précis de biochimie*, Masson, 2^{e} éd., 1919, p. 79-91, p. 118, p. 530. (*Note du traducteur.*)

(6) Rutherford (Sir Ernest), 1915, p. 113.

(7) Le mot *électron* est dérivé du mot grec ἤλεκτρον, ambre (résine fossile), comme les mots : *électrique*, *électricité*.

(8) Henderson (Lawrence-J.), 1913, p. 218, 239, 245.

(9) On sait que l'*ion* est un atome chargé d'électricité, le *cation* d'électricité positive, l'*anion* d'électricité négative ; l'*électron* est un corpuscule d'électricité négative libre. Sur les caractères chimiques du cation hydrogène, voir M. Boll, *Cours de chimie*, 2^{e} éd., Dunod, 1920, p. 167. (*Note du traducteur.*)

la respiration animale et de la digestion stomacale (10). Il possède le pouvoir très actif de libérer l'oxygène de divers composés, par dissociation ou décomposition, et, par son affinité avec l'oxygène, forme l'eau (H^2O), le principal constituant du protoplasme.

L'*oxygène*, comme l'hydrogène, possède des affinités qui font pénétrer dans l'organisme d'autres éléments nécessaires à ses fonctions multiples. Il constitue les deux tiers des tissus chez les animaux et la moitié de la croûte terrestre. Outre sa fonction de synthèse, son grand rôle est celui d'un oxydant, avec libération d'énergie. Il circule constamment dans les tissus, est impliqué dans la plupart des dégagements de chaleur et intéresse la division et le développement cellulaires (11).

L'*azote* est, après l'hydrogène et l'oxygène, l'élément chimique le plus important dans la structure de la matière vivante (12) ; en combinaison avec l'hydrogène, l'oxygène, le carbone et le soufre, il fournit aux animaux

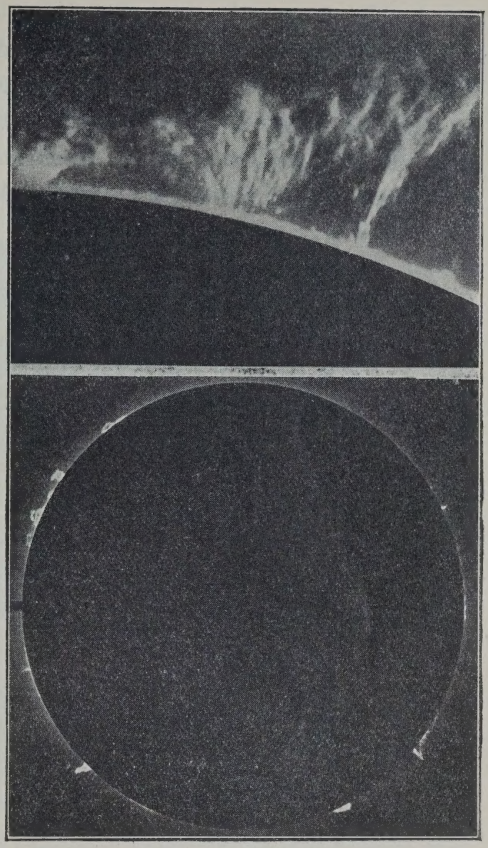


FIG. 4. — Vapeurs d'hydrogène dans l'atmosphère solaire.

L'hydrogène, qui fournit de beaucoup la plus grande quantité de chaleur dans les oxydations (voir Tableau II, *p.* 48-49) *et figure en première ligne dans les éléments chimiques de la vie, existe invariablement à la surface de tous les astres incandescents caractéristiques, y compris le soleil. Les larges masses de ce gaz, qui s'élancent de toutes les parties du soleil et qui sont connues sous le nom de protubérances solaires, sont reproduites ici par la photographie d'une éclipse totale. La figure supérieure est un fort agrandissement d'une petite partie de la photographie inférieure. De l'Observatoire du mont Wilson.*

(10) W.-J. GIES.
(11) LOEB (Jacques), 1906, p. 16.
(12) HENDERSON (Lawrence-J.), 1913, p. 241.

certains de leurs aliments organiques essentiels : les protéines. Il existait sur la terre primitive, non seulement dans l'atmosphère, mais aussi dans les gaz et les vapeurs émises par les volcans. Combiné avec l'hydrogène, il forme divers radicaux qui jouent le rôle de bases (NH^2, dans les acides amines, NH^4 dans les composés ammoniacaux). Combiné à l'oxygène, il forme des

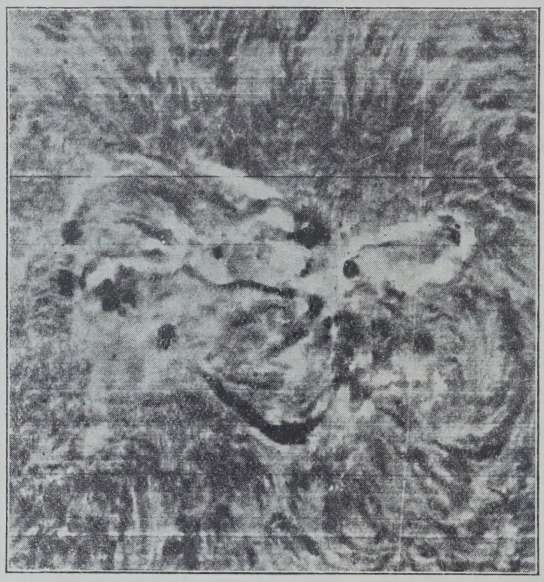


FIG. 5. — Petites flammes d'hydrogène entourant un groupe de taches solaires.

La structure tourbillonnaire apparaît très nettement. D'après HALE. *De l'Observatoire du mont Wilson.*

radicaux acides tels que NO^3 dans les nitrates. Il se combine au carbone dans les radicaux de forme $-C \equiv N$, $\equiv C - NH^2$ et $= C = NH$, dont la dernière est particulièrement importante dans la chimie du protoplasme (13). Ce bio-élément est l'élément essentiel de la plupart des explosifs ; par son manque d'affinité et sa facilité à se dissocier, il confère aux molécules du protoplasme leur instabilité nécessaire. Il joue ainsi un rôle important dans la physiologie des organismes les plus primitifs : les Bactéries nitrifiantes.

Le *carbone* existe sur la surface ou près de la surface des astres en cours de refroidissement, les astres rouges (14). Il s'unit fortement

(13) GIES (W.-J.).
(14) HENDERSON (Lawrence-J.), 1913, p. 55.

à l'oxygène, qu'il arrache aux éléments auxquels il est combiné. Son affinité pour l'hydrogène est plus faible. Aux températures les plus basses les composés du carbone sont remarquablement stables, mais ils ne résistent pas aux températures élevées. Suivant une remarque de Barell (15), un chimiste n'hésiterait pas à désigner *a priori* le carbone comme élément tout indiqué pour douer la substance organique de sa complexité de forme et de fonction ; son élection dans la vie primitive des plantes n'a été aucunement fortuite. Le nombre des composés connus du carbone dépasse aujourd'hui 100 000, y compris les produits synthétiques ; les composés de C, H, O se comptent par milliers et ceux de C et H par centaines (16). Le carbone est tellement prédominant dans la substance vivante que la biochimie est presque exclusivement la chimie des composés du carbone. Il est intéressant de remarquer que, dans l'évolution de la vie, ces corps organiques ont dû apparaître soudainement, par bonds ou mutations, puisqu'il n'y a pas de continuité entre un composé chimique et un autre.

Le *phosphore* est essentiel au noyau de la cellule (17), il est un constituant important du plasma germinatif nucléaire, la chromatine, qui est le siège de l'hérédité. Il entre amplement dans la structure des nerfs et du cerveau et, sous forme de phosphate de calcium et de magnésium, joue un rôle tout différent : celui d'élément constructeur du squelette chez les animaux. Les phosphates sont aussi un facteur important dans le maintien uniforme de l'alcalinité sanguine, qui régularise les réactions du sang.

Le *soufre*, en combinaison avec l'azote, l'oxygène, l'hydrogène et le carbone, est un constituant essentiel des protéines végétales et animales (18). Il apparaît spécialement dans la protéine épidermique, connue sous le nom de kératine, dont la résistance aux agents chimiques protège les tissus sous-jacents (19). Il est contenu dans une des substances de la bile (20), sous forme de sels qui en sont caractéristiques (21). Les sulfates sont, dans le foie, des agents

(15) Barell (Joseph), lettre du 20 mars 1916.
(16) Henderson (Lawrence-J.), 1913, p. 193, 194.
(17) *Ibid.*, p. 241.
(18) *Ibid.*, p. 242.
(19) Pirsson (Louis-V.), et Schuchert (Charles), 1915, p. 434.
(20) Gies (W.-J.).
(21) L'acide taurocholique ($C^{26}H^{45}NSO^7$), sous forme de taurocholates de soude (Mammifères) et de potasse (certains Poissons marins). (*Note du traducteur.*)

importants pour la destruction des poisons d'origine bactérienne, produits normalement par le gros intestin et absorbés par le foie.

Le *potassium* est capable de séparer l'hydrogène et l'oxygène de l'eau ; il est le plus actif des métaux au point de vue biologique par suite de son électropositivité (22). Les sels de potassium ont une action importante de stimulation et d'inhibition et, par suite, de régularisation sur les fonctions vitales ; ils sont essentiels dans les tissus des végétaux et des animaux ; les plantes d'eau douce et les plantes marines en accumulent notamment de grandes quantités dans leurs tissus (23). Le potassium est utile à la vie par les composés complexes qu'il forme et dont il ne peut se dissocier à l'état d'ion libre ; il est ainsi l'une des pierres angulaires de la matière vivante (24).

Le *magnésium* vient au quatrième rang dans l'électro-affinité des éléments métalliques. Il est essentiel à la chlorophylle, la matière colorante verte des plantes, qui, en présence de la lumière solaire, est capable de dissocier l'oxygène du carbone dans l'anhydride carbonique et l'oxygène de l'hydrogène dans l'eau. On le trouve aussi dans le squelette de nombreux Invertébrés et dans les Algues coralliennes ; il joue un rôle important dans l'inhibition ou la restriction de nombreuses opérations biochimiques.

Le *calcium* vient au troisième rang. D'après Loeb (25), il est un agent important de stimulation (irritabilité) et d'inhibition dans les phénomènes de la vie. Il s'unit au carbone dans les carbonates et est contenu dans de nombreux squelettes d'animaux ; par sédimentation, il forme une partie importante de la croûte terrestre. Dans les Invertébrés, sauf certains Brachiopodes, les carbonates constituent un élément beaucoup plus important du squelette que les phosphates. Les calcaires ne forment qu'environ 5 p. 100 des roches sédimentaires ; les schistes et les grès sont beaucoup plus abondants.

Le *fer* est essentiel à la production de la chlorophylle (26), quoique, à la différence du magnésium, il n'y soit pas contenu. Il est présent dans tout protoplasme, et, chez les animaux supérieurs, dans

(22) Seuls le cæsium (et le rubidium) le dépassent à ce point de vue (F.-W. Clarke).
(23) Loeb (Jacques), 1906, p. 94.
(24) *Ibid.*, p. 72.
(25) *Ibid.*, p. 94.
(26) Sachs (Julius), 1882, p. 699.

l'oxyhémoglobine, qui sert de véhicule pour transporter l'oxygène des organes respiratoires dans les tissus (27).

Le *sodium* est moins important dans la nutrition des tissus des végétaux, mais possède des propriétés essentielles à la vie animale dans les mouvements dus aux contractions musculaires (28). Ses sels, comme ceux du calcium, jouent un rôle essentiel dans la régulation des phénomènes vivants par stimulation et inhibition (29).

FIG. 6. — Le soleil avec ses taches et des vapeurs de calcium.

Le calcium, élément essentiel de toutes les plantes et de tous les animaux, particulièrement abondant dans les os et les dents des Vertébrés, est aussi un élément constitutif de l'atmosphère solaire, comme le montrent ces deux photographies du soleil, qui reproduisent la même vue et le même groupe de taches. Celle de gauche, obtenue exclusivement par l'éclairement des raies de calcium au moyen du spectro-héliographe (30), *fait apparaître, en outre, des nuages de vapeur de calcium, qui ne figurent pas sur la photographie de droite. De l'Observatoire du mont Wilson.*

L'*iode*, grâce à son électronégativité, intervient utilement, par son aptitude à s'unir à l'hydrogène, dans le fonctionnement des Algues brunes et de beaucoup d'autres organismes marins. Il est aussi un élément constitutif de la glande thyroïde chez les Vertébrés (31). La concentration de l'iode dans les Crinoïdes (Échinodermes fixés au sol par des pédoncules calcaires) est très variable, suivant les régions de l'océan où ces organismes ont été recueillis, et dépend de la température et de la concentration de l'iode dans l'eau de mer. L'*iode* et le *brome* sont des constituants importants des axes des Gorgones.

(27) HENDERSON (Lawrence-J.), 1913, p. 241.
(28) LOEB (Jacques), 1906, p. 79.
(29) *Ibid.*, p. 94, 95.
(30) Appareil imaginé par le professeur George-E. Hale pour prendre des photographies du soleil avec la lumière d'une seule raie du spectre (calcium, hydrogène, etc.).
(31) HENDERSON (Lawrence-J.), 1913, p. 242.

Le *chlore*, comme l'*iode*, métalloïde formant des ions négatifs, est abondant dans les Algues marines et présent dans beaucoup d'autres plantes. On le trouve dans le sang et la lymphe des animaux. Uni à l'hydrogène dans l'acide chlorhydrique, il possède d'importantes fonctions dans la digestion stomacale des protéines (32).

Le *baryum* est rare dans les végétaux ; Loeb l'a utilisé dans ses expérimentations sur les animaux et montré que ses sels produisent des mouvements péristaltiques musculaires et accélèrent les sécrétions des reins (33).

Le *cuivre* possède une forte conductivité électrique. Chez les Invertébrés, sous forme d'hémocyanine, il agit comme véhicule de l'oxygène circulant dans les fluides des tissus (34). Il est toujours présent dans certains Mollusques, tels que les Huîtres, et aussi dans le plumage d'un Certain oiseau : le *Turaco*. Quoique rare comme bio-élément, il a une action toxique de premier ordre sur les Champignons, les Algues et, en général, sur toutes les plantes ; on le trouve cependant à l'occasion dans les tissus des arbres, qui poussent sur des terrains contenant des minerais de cuivre (35).

En général, la plupart des composés métalliques et plusieurs composés non métalliques sont toxiques et destructeurs de la vie, lorsqu'ils s'y trouvent en abondance. Tous les éléments minéraux de masse atomique élevée sont toxiques en quantité relativement faible, alors que les bio-éléments essentiels, possédant une masse atomique peu élevée, ne sont toxiques qu'en quantité relativement grande. La toxicité dépend dans une large mesure de la libération des ions ; les composés organiques, qui ne sont ni ionisés ni ionisables, — tels que l'hémoglobine qui contient du fer non ionisable, — sont complètement atoxiques.

LA CHALEUR SOLAIRE DANS LE MILIEU PRIMITIF L'ÉNERGIE ÉLECTRIQUE (36)

Dans le passage du monde inanimé au monde vivant, les *propriétés des bio-éléments chimiques* deviennent, comme nous l'avons

(32) *Ibid.*, p. 242.
(33) Loeb (Jacques), 1906, p. 93.
(34) Henderson (Lawrence J.), 1913, p. 241.
(35) M.-A. Howe, lettre du 24 février 1916.
(36) Sur les rapports de l'électricité et de la vie, voir le résumé de M. Mendelsohn, *Les phénomènes électriques chez les êtres vivants* (Gauthier-Villars, 1902), qui contient un historique et une bibliographie. (*Note du traducteur.*)

remarqué plus haut, les *fonctions de la matière vivante* et l'*énergie accumulée* devient *un aliment, une nourriture.*

La première fonction de la matière vivante paraît avoir été de capter et de transformer l'*électro-affinité* des éléments chimiques, que nous désignons par l'expression bio-éléments. Cette fonction semble ne s'être développée qu'en présence de la *température* favorable soit de la terre, soit du soleil, soit de l'une et de l'autre. Elle est le premier exemple, dans les opérations de la vie, d'énergie empruntée au milieu, quel qu'il soit, pour être utilisée. A un stade ultérieur de l'évolution, la vie capte l'énergie *lumineuse* du soleil par l'action de la chlorophylle, matière colorante des plantes. Dans le stade final de l'évolution, l'intelligence humaine capte et maîtrise l'énergie physicochimique sous un grand nombre de ses formes.

La dépendance primitive, qui existait entre l'énergie électrochimique de la vie et la température du milieu, est démontrée par le *comportement* universel des organismes les plus primitifs; car la vitesse de réaction chimique du protoplasme, lorsque sa température descend au zéro centigrade, est réduite à tel point que, dans la plupart des cas, toutes les manifestations de la vie sont suspendues. La vie devient latente. Quelques Bactéries se développent à une température très voisine du point de congélation de l'eau (0°C.) et il est possible que des organismes primitifs semblables aient pu se développer au-dessous de ce point. A l'époque actuelle, le Bacille vulgaire du foin se développe encore à 6° C. (37). A mesure que la température s'élève, la vitesse des réactions biochimiques du protoplasme s'accroît jusqu'à un optimum de température; au delà, l'élévation de température devient de plus en plus nuisible et finalement mortelle à tous les organismes. Dans les sources chaudes, les *Cyanophyceæ*, végétaux intermédiaires dans l'évolution entre les Bactéries et les véritables Algues, supportent jusqu'à 63° C.; elles meurent, en général, à 73° C., qui est probablement le point de coagulation de leur protéine. Setchell a trouvé des Bactéries qui vivaient dans des sources chaudes à 89° C. (38). Dans l'ordre immédiatement supérieur des Algues vertes, les *Chlorophyceæ*, la température mortelle est plus basse, elle descend

(37) JORDAN (Edwin-O.), 1908, p. 67, 68.
(38) *Ibid.*, p. 68.

TABLEAU II. — FONCTIONS ADAPTATIVES DES BIO-ÉLÉMENTS DANS LES VÉGÉTAUX ET LES ANIMAUX

Éléments toujours présents dans les organismes vivants.

MASSE atomique	CHALEUR DE combustion par gr. (en grandes calories)	ÉLÉMENTS	SYMBOLE	VÉGÉTAUX	ANIMAUX
1,008	34,702 cal. (H^2)	Hydrogène	H	L'hydrogène, le carbone, l'oxygène et l'azote, H, C, O, N, sont *essentiels et au premier rang* dans toutes les opérations de la vie ; ils forment, avec le soufre, pratiquement toutes les protéines végétales et animales, et, avec le phosphore, les nucléo-protéines.	
12,005	8,08 —	Carbone	C		
16,00	»	Oxygène	O		
14 01	0,143 —	Azote	N		
31,04	5,747 —	Phosphore	P	Dans les nucléo-protéines et les phospholipines.	Dans les nucléo-protéines et les phospholipines ; chez certains Brachiopodes ; dans le sang ; dans les os et les dents des Vertébrés.
32,06	2,22 —	Soufre	S	Dans la plupart des protéines, 0,1 à 5 %.	Dans la plupart des protéines, 0,1 à 5 %.
39,10	1,745 —	Potassium	K	Abondant dans les plantes marines, spécialement les Algues (*Phœophyceæ*) ; l'activité de la chlorophylle en dépend.	Dans le sang, les muscles, etc.
24,32	6,077 —	Magnésium	Mg	Présent en grandes quantités dans les *Corallinaceæ* (famille d'Algues rouges calcaires).	Présent dans les Échinodermes et les Alcyonaires ; présent dans toutes les parties des Vertébrés, spécialement dans les os.
40,07	3,284 —	Calcium	Ca	Présent en grandes quantités dans certaines Algues (surtout marines).	Dans toutes les parties des Vertébrés, spécialement dans les os.
55,84	1,353 —	Fer	Fe	Essentiel à la formation du protoplasme.	Essentiel à la formation du protoplasme, et, chez les animaux supérieurs, à l'hémoglobine, comme véhicule de l'oxygène.
23,00	3,293 —	? Sodium	Na	Paraît essentiel à tous les végétaux, sans que le fait ait été démontré ; se rencontre dans certaines plantes marines, spécialement les *Phœophyceæ*.	Présent dans tous les animaux ; abondant dans le sang et la lymphe.
35,46	0,254 —	? Chlore	Cl	Présent dans beaucoup de végétaux ; considéré par quelques savants comme essentiel ; abondant dans les Algues marines, spécialement les *Phœophyceæ*.	Présent dans tous les animaux ; abondant dans le sang et la lymphe ; présent dans le suc gastrique.
28.30	»	? Silicium	Si	Se rencontre dans tous les végétaux ; présent en grandes quantités dans les *Diatomaceæ* d'eau douce et marines ; sous forme de silice, constitue de 0,5 à 7 % des cendres d'Algues marines ordinaires.	Présent dans les Radiolaires et les Éponges siliceuses, ainsi que dans tous les animaux supérieurs.

Éléments fréquents dans les organismes vivants.

126,92	0,1766 cal.	Iode	I	Dans les plantes marines, spécialement les Algues brunes, *Phæophyceæ*, dans les *Laminaria* et les *Fucus*; aussi dans certaines Gorgonies.	Essentiel aux animaux supérieurs (corps thyroïde).
54,93	»	Manganèse	Mn	Dans certains végétaux	Dans la plupart des animaux, en très petites quantités.
79,92	»	Brome	Br	Dans beaucoup de végétaux, spécialement les Algues brunes, *Phæophyceæ*; dans certaines Gorgonies.	Dans certains animaux, en très petites quantités.
19,00	»	Fluor	F	Dans un petit nombre de végétaux.	Dans certains animaux; élément constitutif des os et des dents, dans les coquilles des Mollusques et dans les os des Vertébrés.

Éléments rares dans les organismes vivants.

27,10	»	Aluminium (1)	Al	Dans un petit nombre de végétaux.	Dans un petit nombre d'animaux.
74,96	1,463 cal.	Arsenic (1)	As		Dans certains animaux.
137,37	0,952 —	Baryum (1)	Ba	Dans un petit nombre de végétaux.	
11,00	»	Bore	B	Dans certains végétaux.	
58,97	»	Cobalt (1)	Co	Dans un petit nombre de végétaux.	
63,57	0,585 —	Cuivre (1)	Cu	Dans un petit nombre de plantes.	Traces dans certains Coraux; essentiel chez certains animaux inférieurs comme véhicule de l'oxygène.
207,20	0, 43 —	Plomb (1)	Pb		Traces dans certains Coraux.
6,94		Lithium	Li	Dans certains végétaux.	
58,68	»	Nickel (1)	Ni	Dans un petit nombre de végétaux.	
226,00	»	Radium (1)	Ra	Dans certains végétaux.	Dans certains animaux.
87,63	1,497 —	Strontium (1)	Sr	Dans un petit nombre de végétaux.	
65,37	1,291	Zinc (1)	Zn	Dans un petit nombre de végétaux.	Dans un petit nombre d'animaux; traces dans certains Coraux.

L'extrême rareté du cerium, chrome, didyme, lanthane, molybdène et vanadium est probablement purement accidentelle.
(1) Regardé généralement comme un poison dans les formes *minérales* (ionisées), même en petite quantité.

à 43° C. (39). Des températures beaucoup plus élevées sont supportées par les spores de certaines Bactéries, qui survivent à des températures comprises entre 105 et 120° C. Il ne semble pas qu'il y ait de limite à la quantité de froid sec qu'elles puissent endurer (40).

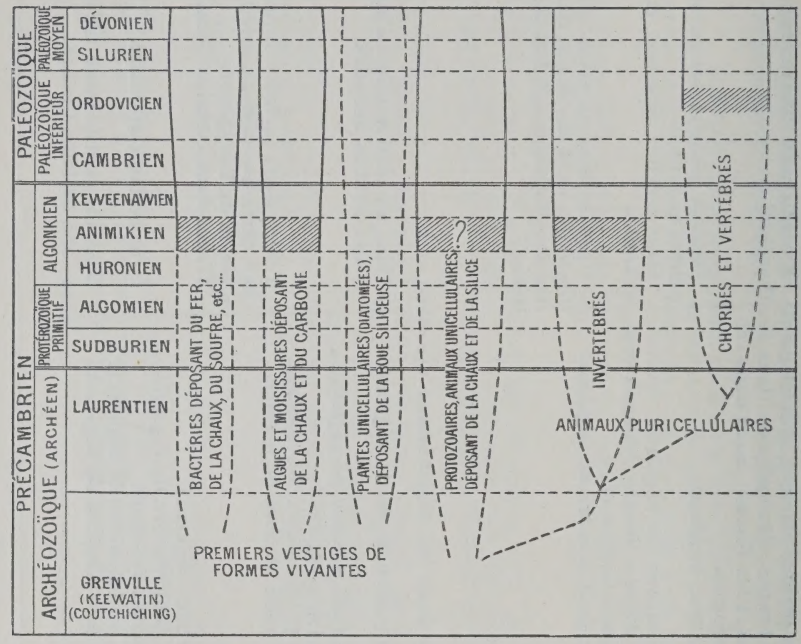


FIG. 7. — Origine des premiers végétaux et animaux.

Diagramme montrant la genèse théorique des Chordés et des Vertébrés à partir de quelques groupes d'Invertébrés et celle des Invertébrés à partir de certains Protozoaires. Les traits hachurés correspondent à l'époque géologique des formes fossiles les plus anciennes que l'on connaisse, *dans l'Algonkien moyen. La faune invertébrée la plus ancienne, qui soit bien connue, appartient au Cambrien moyen (Voir p. 106-121 et fig. 16-23) ; quoique les Diatomées soient parmi les formes vivantes les plus simples qu'on connaisse et représentent probablement un stade très primitif de l'évolution de la vie, aucune forme fossile n'en est connue avant deux espèces trouvées dans le Lias ; toutes les autres datent du Crétacé.*

Cette aptitude des spores, relativement dénuées d'eau, à supporter la chaleur et le froid, a suggéré à Richter (1865), à Kelvin et à

(39) LOEB (Jacques), 1906, p. 106.

(40) Des cultures de Bactéries ont été soumises à la température de l'hydrogène liquide (environ — 250° C.), sans que leur vitalité ait été détruite et que leurs propriétés biologiques aient été sensiblement altérées. Cette température est très inférieure à celle qui est nécessaire aux réactions chimiques connues ; elle n'est supérieure que de 23° au zéro absolu, où l'on admet que cesse tout mouvement moléculaire. D'autre part, lorsque des Bactéries sont plongées dans de l'eau en voie de congélation naturelle, la proportion des Bactéries tuées est très élevée. Voir JORDAN (Edwin-O.), 1908, p. 69.

Arrhénius (1908) que les germes de la vie ont pu traverser l'espace interstellaire et atteindre notre planète, soit avec des météores (Kelvin) (41), soit sous l'action de la pression de radiation (Arrhénius) (42). Le fait que la vie terrestre semble, dans l'état actuel de nos connaissances, n'être apparue qu'une seule fois pendant une période déterminée et non à diverses reprises, n'est pas en faveur de ces hypothèses. Reculer le problème de l'origine de la vie dans l'espace cosmique, au lieu d'en rechercher résolument la solution dans les forces et les éléments de notre humble planète, n'est d'ailleurs qu'une défaite.

Les exigences thermiques de la matière vivante sont une indication que la vie est probablement apparue à une époque, où certaines portions tout au moins de la surface de la terre et des eaux étaient à une température comprise entre 6° et 89° C., et qu'elle a pu naître avant que les vapeurs atmosphériques aient laissé pénétrer des quantités régulières de lumière solaire.

EMPRUNTS D'ÉNERGIE A LA LUMIÈRE SOLAIRE

Après la chaleur solaire, la matière vivante semble avoir capté la lumière du soleil, qui est essentielle, directement ou indirectement, à toute énergie vivante supérieure à celle des Bactéries les plus primitives. La découverte de Lavoisier (1743-1734) et les développements qu'a apportés de Saussure (1804) (43) dans la théorie de la photosynthèse (synthèse par la lumière), d'après laquelle la lumière et la chaleur solaires combinées sont une source perpétuelle d'énergie vivante, ont établi les fondements de la biochimie et ouvert la voie à l'application aux organismes vivants du principe de la conservation de l'énergie (44).

(41) POULTON (Edward-B.) 1896, p. 818. Hypothèse des *Cosmozoaires météoriques*, due à Sales-Guyon de Montlirault (1821), reprise par Helmholtz et par Lord Kelvin dans *Discours inaugural du Congrès des naturalistes*, Edimbourg, 1871. (*Note du traducteur.*)

(42) PIRSSON (Louis-V.) et SCHUCHERT (Charles), 1915, p. 535, 536. Hypothèse de la *Panspermie cosmique*, mise en avant par F. Cohn et H. Richter (1865, 1872), à laquelle Arrhénius n'a fait que donner une forme plus moderne (comme il le dit lui-même) en 1900 : *Mémoire* publié dans *Physikalische Zeitschrift*, développé dans *Précis de physique cosmique*, 1901, et *L'Évolution des mondes*, 1907, trad. franç., Béranger, 1910, p. V et p. 226-246. (*Note du traducteur.*)

(43) DE SAUSSURE (N.-T.), 1804.

(44) La découverte de l'action chlorophyllienne est due à Priestley (1771) et surtout à Ingenhousz et Senebier (1779, 1783, 1806) et de Saussure (1804). Voir A. ÉTARD, *La biochimie et les chlorophylles*, Masson, 1906 ; J. DUCLAUX, *La chimie de la matière vivante*, Alcan 1910, p. 57-58. (*Note du traducteur.*)

Ainsi est apparue la première conception du *cycle* des éléments, qui passent sans cesse des plantes aux animaux et réciproquement, conception formulée avec tant de grandeur par Cuvier (45) en 1817 : « La vie est donc un tourbillon plus ou moins rapide, plus ou moins compliqué, dont la direction est constante, et qui entraîne toujours des molécules de mêmes sortes, mais où les molécules individuelles entrent et d'où elles sortent continuellement, de manière que la *forme* du corps vivant lui est plus essentielle que sa *matière*. »

La matière colorante verte des plantes est la chlorophylle. Le tableau ci-dessous donne sa composition chimique, d'après l'analyse

COMPOSITION CHIMIQUE DE LA CHLOROPHYLLE (46).

ÉLÉMENTS	TITRE
Carbone	73,34 %
Hydrogène	9,72
Azote	5,68
Oxygène	9,54
Phosphore	1,38
Magnésium	0,34
	100,00

de Hoppe-Seyler (47). Le potassium est essentiel à son activité assimilatrice. Le fer (souvent accompagné de manganèse), quoique essentiel à la production de la chlorophylle, n'y est pas contenu. Les feuilles à chlorophylle des plantes séparent, en présence de la lumière solaire, les atomes d'oxygène des atomes de carbone et d'hydrogène dans les molécules d'anhydride carbonique (CO^2) et d'eau (H^2O), accumulant l'énergie des produits du carbone et de l'hydrogène dans les substances hydrocarbonées de la plante, énergie qui est emmagasinée par désoxydation (dégagement d'oxygène) et ne peut être libérée que par réoxydation (addition d'oxygène). C'est ainsi que la cellulose, les sucres, les amidons et d'autres substances similaires constituent

(45) CUVIER, 1817, p. 13.

(46) SACHS (Julius), 1882, p. 758.

(47) Cette formule est un peu ancienne ; on distingue aujourd'hui (Willstäter) deux chlorophylles : la chlorophylle α ($C^{55}H^{72}O^5N^4Mg$) et la chlorophylle β ($C^{55}H^{70}O\,N^4Mg$). Des relations chimiques intéressantes ont pu être établies récemment entre la chlorophylle et l'hémoglobine des Vertébrés : ces deux pigments, végétal et animal, se rattachent à l'hémopyrrol, dérivé du pyrrol. (*Note du traducteur.*)

dans les tissus de la plante des réserves, qui, en se combinant à l'oxygène, mettent en jeu autant d'énergie que la combustion de ces substances dans l'air jusqu'au même degré d'oxydation (48). La matière vivante utilise ainsi l'énergie du soleil pour tirer un flux continu d'énergie des éléments chimiques contenus dans la terre, dans l'eau et dans l'atmosphère.

Tel fut le premier pas effectué pour interpréter les opérations de la vie en termes de physique et de chimie. Il était ainsi prouvé que ce qu'on considérait auparavant comme une force vitale était une adaptation d'énergies physicochimiques. L'action chimique de la chlorophylle n'est pas encore complètement expliquée ; mais l'on sait que la chlorophylle présente le maximum d'absorption pour les radiations solaires comprises entre les raies B et C du spectre (49) et que ces radiations sont les plus efficaces dans l'assimilation de l'énergie ou des aliments par les plantes. Alors que l'action des radiations comprises entre D est E est minime, les radiations situées au delà de F deviennent de nouveau efficaces. Dans les mouvements héliotropiques des plantes et des animaux, les radiations bleues sont plus efficaces que les rouges (50). Les spores ciliées, abandonnées par les Algues, recherchent d'abord les radiations bleues. Les animaux, qui empruntent leur nourriture aux plantes chlorophylliennes, dépendent moins directement de la lumière et de la chaleur solaires, tandis que les fluctuations de la vie chimique des plantes suivent chaque jour les variations de la lumière et de la température. Chez les *Cactus*, par exemple, la destruction des acides par la décomposition de leurs composés serait, d'après Richards (51), un phénomène respiratoire, dû aux oxydations et aux réductions des tissus par l'action du soleil.

L'énergie solaire, transformée dans les plantes en énergie chimique potentielle des composés hydrogénés et oxygénés du carbone, est convertie par les animaux en mouvement et en chaleur, puis est dissipée. Nous constatons ainsi dans le cycle de la vie, à la fois la conservation et la dissipation de l'énergie, conformément aux deux premiers principes de la thermodynamique, développés en physique par les recherches de Carnot, Mayer, Joule, Clausius, Helmholtz,

(48) W.-J. Gies.
(49) Loeb (Jacques), 1906, p. 115.
(50) *Ibid.*, p. 127.
(51) Richards (Herbert-M.), 1915, p. 34, 73-75.

Kelvin et d'autres (52). Les autres opérations de la vie correspondent de bien des manières à la troisième loi de Newton.

L'ACTION ET LA RÉACTION CONSIDÉRÉES COMME PROPRIÉTÉS ADAPTATIVES DES BIO-ÉLÉMENTS

L'adaptation des éléments chimiques aux opérations de la vie est due à leurs incessantes actions et réactions, chaque élément possédant ses formes particulières et distinctives d'action et de réaction, qui, dans l'organisme, deviennent des fonctions. Ce caractère des bio-éléments présente de nombreuses relations avec l'état que les physiciens appellent *ionisation*, tandis que les interactions des divers groupes d'éléments vivants, qui correspondent aux actions et réactions et leur sont coordonnées, présentent de nom-

(52) HENDERSON (Lawrence-J.), 1913, p. 15-18.

IONISATION DES ÉLÉMENTS DÉCOUVERTS JUSQU'A PRÉSENT DANS LES ORGANISMES VIVANTS

Ions négatifs[1] ou anions.		Ions positifs[1] ou cations.		
NON MÉTALLIQUES		MÉTALLIQUES		
Carbone[2] (p. ex.[4] carbonates).	Silicium	Hydrogène[6]	Fer[7]	Lithium
Oxygène[2] (p. ex.[4] sulfates).	Iode	Potassium	Cuivre	Nickel
Azote[2][3] (p. ex.[4] azotates).	Brome	Sodium	Aluminium	Radium
Phosphore[2] (p. ex.[4] phosphates).	Fluor	Calcium	Baryum	Strontium
	Bore	Magnésium	Cobalt	Zinc
Soufre[2] (p. ex.[4] sulfates).	Arsenic[5]	Manganèse	Plomb	
Chlore (p. ex.[4] chlorures).				

(1) Un ion est un atome ou un groupe d'atomes portant une charge électrique. Les ions positifs (cations) des éléments métalliques se dirigent vers la cathode ; les ions négatifs (anions) abandonnés par les éléments non métalliques se dirigent vers l'anode.

(2) Apparaît avec l'hydrogène dans les colloïdes vivants et dans les substances non électrolysables, très peu sous la forme ionisée.

(3) Se rencontre aussi comme NH^4 dans les ions positifs ; ici l'hydrogène l'emporte sur l'azote.

(4) Substance qu'on rencontre dans la matière vivante.

(5) Dans les composés vivants, l'arsenic est analogue au phosphore et se rencontre dans les ions négatifs quand il est ionisé.

(6) Pictet a obtenu des résultats montrant que l'hydrogène liquide et solide a le même aspect que les métalloïdes. L'hydrogène est métallique dans *sa façon chimique de se comporter*, quoiqu'il soit non métallique dans ses apparences.

(7) Le fer des composés vivants n'est pas généralement ionisé. Il s'y trouve sous forme colloïdale. Il en est apparemment ainsi du cuivre, aluminium, baryum, cobalt, plomb, nickel, strontium et zinc ; en ce qui concerne le radium, il n'existe aucune indication sur ce point.

breuses relations avec le phénomène que les chimistes appellent *catalyse*.

L'*ionisation* des électrolytes consiste essentiellement d'après la théorie d'Arrhénius, exposée pour la première fois en 1887, en une dissociation, en vertu de laquelle les molécules des acides (par exemple l'acide carbonique CO^3H^2), des bases (par exemple la soude HONa) et des sels (par exemple le chlorure de sodium ClNa) se décomposent en atomes (ou groupes d'atomes) chargés d'électricité, appelés ions. L'ionisation obéit à la loi de Nernst, d'après laquelle la dissociation des substances dissoutes est proportionnelle à la constante diélectrique du solvant (par exemple l'eau), les autres conditions restant les mêmes.

Les *ions* sont donc des atomes ou des groupes d'atomes portant des charges électriques positives, lorsque les ions sont abandonnés par des éléments métalliques, et négatives lorsqu'ils sont abandonnés par des éléments non métalliques. D'après cette théorie, les molécules d'électrolytes sont continuellement dissociées pour former des ions et les ions se recombinent sans cesse pour former des molécules. Les sels des différents éléments minéraux, étant constamment décomposés par l'ionisation électrolytique, jouent un rôle important dans tous les phénomènes de la vie ; le fait que l'affinité chimique a des relations importantes avec l'électricité est une indication que l'énergie vivante est liée à des phénomènes électriques.

Les propriétés des bio-éléments dues à l'ionisation électrique sont de première importance. Le tableau ci-dessus montre immédiatement que les éléments constitutifs essentiels, qui forment la masse des tissus des végétaux et des animaux, appartiennent au groupe non métallique (anions), à la seule exception de l'hydrogène dont les ions sont positifs. Tous ces éléments ont une masse atomique faible et plusieurs possèdent une grande chaleur de combustion ; l'hydrogène et le carbone viennent en tête pour cette réaction, qui se produit invariablement en présence de l'oxygène. Moins importants comme bio-éléments sont les éléments métalliques (cations) tels que le potassium, le sodium, le magnésium et le calcium, combinés au carbone et au phosphore, qui, sous ces formes, est le grand agent de structure et de construction du squelette chez les animaux. Il y a également une si grande quantité de protéine carbonatée dans le squelette des animaux que le calcium y tient la place qu'occupe le

carbone dans les plantes, en ce sens qu'il diminue la *proportion* du carbone : il partage les honneurs avec le carbone.

D'une façon générale, les actions et réactions électriques des éléments métalliques et non métalliques en dissolution ou en suspension dans l'eau paraissent aujourd'hui les agents essentiels des fonctions vivantes internes, car ces fonctions sont toujours développées en présence de l'oxygène et avec le concours de l'énergie produite soit par la chaleur de la terre ou du soleil, soit à la fois par la chaleur et la lumière du soleil.

Enfin, on constate que l'ionisation est en relation avec les éléments radioactifs; parmi ceux-ci, seul le radium a été mis en évidence dans les composés organiques, mais ils peuvent en contenir d'autres. La phosphorescence dans les végétaux et les animaux a été considérée par Loeb (53) et d'autres comme une forme de l'énergie. Quoique développée chez de nombreux animaux vivants — y compris les Vers luisants, qui sont typiques et où le phénomène a été étudié pour la première fois par Faraday — elle n'est pas essentiellement liée à la vie, car elle se maintient après la mort et peut être produite chez les animaux par des substances non vivantes. Beaucoup d'organismes présentent de la phosphorescence à une température relativement basse; cependant la présence d'oxygène libre paraît nécessaire.

A propos de ses expériences sur les substances radioactives, Rutherford (56) nous dit que, dans la phosphorescence due à la mise en présence d'émanations de radium et de sulfate de zinc, les atomes rejettent les particules *alpha* au nombre de cinq milliards par seconde, avec une vitesse d'environ vingt mille kilomètres par seconde, que les particules *alpha* détachent des molécules neutres, dans leur passage dans l'air et dans d'autres milieux, un nombre important d'ions négatifs et que cette ionisation peut être facilement mesurée.

INTERACTION (CORRÉLATION) DANS LES PROPRIETÉS DES BIO-ÉLÉMENTS

Les actions et réactions des bio-éléments, qui sont généralement

(53) Loeb (Jacques), 1906, p. 66-68.
(54) Rutherford (Sir Ernest), 1915, p. 115.

simultanées, directes et immédiates, ne suffisent pas à constituer un organisme, parce que toutes les propriétés et les fonctions d'un organisme sont *coordonnées* par adaptation et en conséquence se favorisent mutuellement et coopèrent entre elles. Par suite, dès qu'un groupement d'éléments chimiques atteint le stade de l'organisme, l'*interaction* (55) devient essentielle, les actions chimiques et les fonctions d'une région de l'organisme devant s'équilibrer avec celles de toutes les autres. L'interaction et la propriété coordinatrice de l'énergie non vivante, qui se sont montrées de toute première importance dans les fonctions de la vie, ont été reconnues dans la première partie du XIX^e^ siècle et caractérisées par le terme de *catalyse*, employé pour la première fois par le chimiste physicien Berzélius, en 1835.

Un catalyseur est une substance qui modifie la vitesse d'une réaction chimique et qui se retrouve intacte à la fin de cette réaction. Les réactions chimiques peuvent être ainsi accélérées ou ralenties sans que le catalyseur perde rien de son efficacité. Dans quelques cas, il a été démontré que l'agent catalyseur était lui-même le siège d'une série de changements. La théorie est que le phénomène de la catalyse consiste en une série de combinaisons et de décompositions, autrement dit que le catalyseur se combine à l'un des corps réagissants et s'en sépare alternativement.

La catalyse a été découverte comme propriété du monde inorganique. Il a été démontré depuis qu'elle est à la base d'une grande série de fonctions du monde organique, qu'on peut comprendre sous le terme physicochimique et biologique d'interaction. Les agents d'interaction, connus sous le nom d'enzymes, sont des catalyseurs vivants (56) ; ils accélèrent ou ralentissent les réactions du corps en formant des composés intermédiaires instables, qui sont rapidement décomposés ; ils restent eux-mêmes capables d'être réutilisés un grand nombre de fois. Une petite quantité d'enzyme peut ainsi décomposer des quantités indéfinies d'un composé. L'activité des enzymes appartient par sa nature aux interactions, plutôt qu'à une action et réaction directe, parce que ses effets sont produits à distance et que l'énergie de la réaction peut être tout à fait hors de

(55) Au sens de corrélation fonctionnelle, voir plus haut (p. 12, et note 25). (*Note du traducteur.*)

(56) LOEB (Jacques), 1906, p. 26, 28.

proportion avec l'apport énergétique du catalyseur. Les enzymes, qui sont elles-mêmes des composés organiques complexes, ont une action spécifique ; elles n'affectent pas de la même manière les différents composés organiques qu'elles rencontrent dans la circulation des fluides corporels.

Les recherches d'Ehrlich et d'autres justifient pleinement la prédiction faite par Huxley en 1881, d'après laquelle la thérapeutique serait capable « d'introduire dans l'économie un mécanisme moléculaire, qui, à l'instar d'une torpille habilement construite, ferait son chemin jusqu'à un groupe particulier d'éléments vivants et y produirait une explosion, en laissant les autres éléments intacts ».

L'ADAPTATION DANS L'ÉTAT COLLOÏDAL

Dans le monde inorganique, la matière se présente à la fois sous forme de cristalloïdes et de colloïdes (57). C'est dans ce dernier état que la vie est apparue, état particulièrement favorable à l'échange d'énergie physicochimique. Tout organisme est en un sens un récipient rempli d'une solution aqueuse, où diverses sortes de colloïdes sont en suspension (58). Cette suspension met en jeu les énergies des particules matérielles dans un état d'équilibre extrêmement délicat, et ces particules en suspension sont animées d'un mouvement visible, dû au choc des molécules (mouvement brownien) (59). Elles sont de dimensions plus grandes que les molécules isolées et sont formées d'un assemblage de molécules ; toutes les propriétés des composés dénommés colloïdes peuvent être attribuées à une faible affinité entre les molécules, qui les agrège et les sépare en groupes. Font partie des colloïdes de l'organisme certains hydrates de carbone (tels que l'amidon et le glycogène), les graisses à exposant de carbone élevé et les protéines (composés de carbone, d'hydrogène, d'oxygène, d'azote, de soufre et de phosphore).

La stabilité des colloïdes du protoplasme dépend de l'acidité et

(57) Voir J. DUCLAUX, *Les Colloïdes* (Gauthier-Villars, 1920), qui met au point l'état actuel de la question des colloïdes. (*Note du traducteur.*)

(58) BECHHOLD (Heinrich), 1912.

(59) SMITH (Alexander), 1914, p. 305.

Sur le mouvement brownien, voir J. PERRIN, *Les Atomes*, Alcan, 1913, p. 119 et suiv. (*Note du traducteur.*)

de l'alcalinité, qui sont plus ou moins réglées par la présence de bicarbonates (60).

Les charges électriques des colloïdes (61) sont mises en évidence par le passage de courants électriques dans les suspensions colloïdales et sont dues, d'après Freundlich, à une dissociation électrolytique des particules colloïdales, les colloïdes alcalins étant chargés positivement et les colloïdes acides négativement ; la concentration des ions hydrogène et oxhydryle dans l'océan et dans les organismes est réglée automatiquement par l'acide carbonique (62).

Parmi les substances colloïdales de l'organisme vivant, les enzymes sont très importantes, car un grand nombre d'opérations de l'organisme leur sont attribuables. Il est possible qu'elles ne rentrent pas dans la catégorie des véritables colloïdes ; mais, si elles ne sont pas des colloïdes, elles ont des propriétés analogues (63).

HYPOTHÈSES SUR LES ÉTATS PHYSICOCHIMIQUES PRIMORDIAUX DE LA VIE

Les premières étapes de la vie à son origine sont une question de pure hypothèse, où nous n'avons que très peu d'observations et de méthodes de raisonnement pour nous guider ; car les expériences de Bütschli et d'autres, tendant à reproduire les premières opérations de la vie, sont restées sans résultat. Nous pouvons néanmoins, d'après notre connaissance des Bactéries (voir ch. III), mettre en avant plusieurs hypothèses, *fondées sur cette idée que les premières opérations de la vie ont été probablement graduelles, qu'elles n'ont pas été brusquement discontinues, que les sauts, les augmentations et les coordinations d'énergie qu'elles ont présentés n'ont eu qu'une faible amplitude et n'ont pas été soudains.*

1° Le premier pas vers l'organisation de la matière vivante a dû être l'assemblage, un à un, de plusieurs parmi les dix éléments actuellement essentiels à la vie : hydrogène, oxygène, azote, carbone, phosphore, soufre, potassium, calcium, magnésium, fer (peut-être aussi silicium), qui existent dans tous les organismes vivants,

(60) HENDERSON (Lawrence-J.), 1913, p. 157- 60.
(61) LOEB (Jacques), 1906, p. 34-35.
(62) HENDERSON (Lawrence-J.), 1913, p. 257.
(63) HEDIN (Sven-G.), 1915, p. 164, 173.

sauf dans quelques-unes des Bactéries les plus primitives, qui peuvent manquer de magnésium, de fer et de silicium. Les quatre premiers éléments, les plus importants, ont été sans doute obtenus à partir de leurs composés en solution dans l'eau (H^2O), composés azotés provenant des émanations éruptives ou de l'atmosphère (64), qui était très riche en azote et en anhydride carbonique (CO^2) ; les six autres éléments : phosphore, soufre, potassium, calcium, magnésium et fer, provenaient probablement de la terre.

2° Ceci posé, que ce rapprochement des éléments un à un ait été soudain ou plus ou moins progressif, on est conduit à supposer qu'ils ont été graduellement liés entre eux par une nouvelle forme de leur attraction mutuelle et qu'ainsi les actions et réactions d'un groupe d'éléments ont fondé une nouvelle forme d'unité dans l'univers : une unité organique, un *individu*, coordonné dans son fonctionnement, en un mot un *organisme*, distinct des agrégats plus ou moins considérables de matière inorganique dont les éléments ont été assemblés par la gravitation. Ce stade d'attraction physico-chimique peut avoir été antérieur à la cellule, unité primordiale et individualité vivante que nous décrirons plus loin.

3° Nous sommes amenés ainsi à admettre que cet assemblage s'est produit dans l'état gélatineux, que Graham (65) a appelé colloïdal. Toutes les cellules vivantes étant des colloïdes, il est probable que le groupement originel des bio-éléments s'est produit à l'état de suspension colloïdale, car c'est dans cet état que les éléments de la vie mettent le mieux en jeu leurs incessants échanges d'énergie. Bechhold (66) a fait remarquer que : « quelle qu'ait pu être la disposition de la matière dans les organismes vivants des autres mondes, elle a dû être de nature colloïdale. Quelle autre condition de la matière eût été capable, dit-il, de produire des formes aussi mobiles, aussi plastiques et en même temps, lorsque cela est nécessaire, de les maintenir sans changement ? »

4° Des actions et réactions spéciales semblent propres à chacun

(64) L'ammoniaque se forme également par des actions électriques dans l'atmosphère et s'unit avec les oxydes d'azote pour former de l'azotate ou de l'azotite d'ammonium. Ces composés sont entraînés sur le sol par la pluie. F.-W. Clarke.

(65) Le terme colloïde (du latin *colla*, colle) a été introduit par Thomas Graham, il y a plus de cinquante ans, pour désigner des substances non dialysables et non cristallisables, telles que la gélatine, colloïde typique, par apposition avec les substances cristalloïdes (dialysables) ; les protéines appartiennent à la classe des colloïdes.

(66) Bechhold (Heinrich), 1912, p. 194.

des éléments de la vie dans les nouveaux composés qu'ils forment. A l'origine des organismes vivants et dans leurs premiers stades, l'affinité progressive et l'assemblage des dix éléments principaux de la vie ont été accompagnés d'une formation de composés biochimiques nouveaux. Cette formation ressemble à la production de fonctions et de caractères nouveaux par les végétaux et les animaux supérieurs, tels que la paléontologie nous les fait observer, et a l'apparence d'une série d'inventions et de découvertes effectuées par l'organisme.

5° A titre de cinquième hypothèse sur l'origine des organismes, nous pouvons soutenir que l'évolution et la spécialisation de divers agents chimiques (que nous désignons sous la dénomination « véhicules chimiques »), les catalyseurs (y compris les enzymes ou ferments non figurés), ont accompagné pas à pas l'évolution des fonctions végétales et animales. Dans l'évolution qui s'est poursuivie depuis les êtres unicellulaires jusqu'aux organismes pluricellulaires et dans la multiplication des cellules (qui a atteint, chez les végétaux et animaux de grandes dimensions, des millions, des milliards et des milliers de milliards), la coordination et l'interdépendance biochimiques sont devenues de plus en plus essentielles.

6° A l'assemblage, à l'attraction mutuelle, à l'état colloïdal, à la synthèse des composés nouveaux, à la coordination chimique, vient s'ajouter une sixième hypothèse : l'apparition de la concurrence et de la sélection naturelle rudimentaires, qui fortifièrent toutes les actions, réactions et interactions des individus en concurrence. A-t-il existé un stade, si ancien et rudimentaire soit-il, de l'assemblage des bio-éléments, où la loi de sélection naturelle n'ait pas agi entre les divers éléments agrégés ? Cela n'est pas probable, car chaque élément chimique de la vie possède des propriétés particulières, qui, dans les composés vivants, sont les plus favorables à certaines fonctions.

ÉVOLUTION DE COMPOSES ORGANIQUES NOUVEAUX

Cette évolution synthétique a pu se produire par le groupement, à une époque très ancienne, de l'oxygène, de l'azote, de l'hydrogène et du carbone provenant de la terre, de l'atmosphère et des eaux, comme nous l'observons dans les Bactéries les plus rudimentaires.

Les composés inorganiques qui ne contiennent ni hydrogène, ni carbone, ni oxygène, entrent en faible proportion dans la matière des corps connus. Les composés de carbone, d'hydrogène et d'oxygène (C, H, O) (67) constituent, parmi tous les composés chimiques possibles, un ensemble unique, particulièrement propre aux échanges de matière et d'énergie à l'intérieur de l'organisme vivant et dans les rapports de l'organisme avec le milieu environnant. L'eau et l'anhydride carbonique de l'atmosphère sont les matériaux essentiels des composés compliqués de la vie dans ses formes supérieures actuelles et les produits courants des substances qui cèdent l'énergie aux organismes. Les protéines dérivent de substances qui contiennent, en outre, de l'azote.

Ainsi a pu se produire l'utilisation des composés binaires de carbone et d'oxygène (CO^2) et d'hydrogène et d'oxygène (H^2O), sur l'affinité desquels Henderson (68) a spécialement insisté. C'est ce pouvoir d'attraction de l'oxygène et de l'hydrogène ou des deux éléments combinés qui introduit actuellement dans l'organisme, et a pu y introduire autrefois, d'autres éléments chimiques utiles à ses nombreuses fonctions. Ainsi l'hydrogène et l'oxygène, éléments incomparables de l'activité chimique, ont, à l'origine de la vie, joué le rôle d'agents « d'attraction », qui ont permis à l'organisme vivant d'absorber d'autres éléments chimiques pour de nouvelles fins et de nouvelles fonctions.

Par ces attractions ou par d'autres moyens, l'incorporation successive des métaux actifs — potassium, sodium, calcium, magnésium, fer, manganèse et cuivre — à la substance des organismes vivants s'est produite, non pas simultanément, mais progressivement, dans l'ordre de leur utilité, pour capter l'énergie du milieu et l'emmagasiner. Une énorme période géologique a pu s'écouler, par exemple, avant que l'addition de magnésium et de fer à certains composés d'hydrogène et de carbone ait permis aux végétaux de fixer l'énergie lumineuse du soleil. L'attraction du fer et du magnésium par les colloïdes végétaux a rendu possible l'apparition de la chlorophylle, dès le premier stade de la vie végétale (Algues).

(67) HENDERSON (Lawrence-J.), 1913, p. 7., 194, 195, 207, 231, 232.
(68) *Ibid*, p. 239, 240

ÉVOLUTION DES INTERACTIONS

C'est par l'interaction que l'organisme constitue une unité harmonieuse. Ses actions et réactions doivent être réglées, équilibrées, coordonnées, reliées entre elles, protégées contre les invasions du dehors, ralenties et accélérées. Cette harmonie semble due pour une grande part à la propagation dans les réactions chimiques de sous-produits, de « véhicules » physicochimiques, qui, plus ou moins rapidement, déterminent une transformation d'énergie, une excitation d'actions et de réactions dans des régions plus ou moins éloignées de celle où l'action primitive s'est produite. La *mise en équilibre* et la *régulation* des actions et réactions dans l'organisme sont dues en grande partie à la présence dans la circulation de ces sous-produits qui circulent dans tout l'organisme. Parmi ces opérations de régulation et d'équilibre on peut citer celles des phosphates, qui agissent sur l'acidité de l'anhydride carbonique (69) ; dans la respiration, l'anhydride carbonique augmente la concentration de l'ion hydrogène dans le sang; les phosphates la diminuent et l'appareil respiratoire, répondant à une excitation des centres respiratoires irrités par l'ion hydrogène, expulse l'hydrogène en excès.

Ainsi la *coordination* et la *corrélation* des activités dans les parties de l'organisme éloignées les unes des autres se sont peu à peu développées par l'intermédiaire de véhicules chimiques, adaptés à produire non seulement une interaction générale entre des fonctions générales, mais encore des interactions particulières entre des fonctions particulières. Car certains véhicules chimiques, comme Huxley l'avait prédit (voir plus haut, p. 58), atteignent des groupes particuliers d'éléments vivants, alors qu'ils en laissent d'autres complètement intacts. Par exemple, l'enzyme développée dans la fermentation de la levure produit des effets différents sur chacune des séries très voisines d'hydrates de carbone (70).

Ces véhicules physicochimiques sont sans doute extrêmement variés ; on en connaît déjà quatre ou cinq formes au moins :

1° La forme la plus simple est celle qui résulte de la formation de *sous-produits dans des réactions chimiques isolées.* Par exemple,

(69) W.-J. Gies.
(70) Moore (F.-J.), 1915, p. 170 ; Loeb (Jacques), 1906, p. 21, 22.

l'anhydride carbonique (CO^2), dégagé dans la cellule par la respiration, agit sur d'autres portions de la cellule et de l'organisme. Chaque cellule produit ainsi, dans l'anhydride carbonique qu'elle élimine, un véhicule chimique (71), puisque, dans les conditions normales, l'anhydride carbonique du sang est un des principaux régulateurs du centre respiratoire, agissant sur ce centre par ses propriétés acides.

2° Les catalyseurs (72) organiques appelés *enzymes*, dont l'action a été décrite plus haut (p. 57), sont de prime importance parmi les véhicules chimiques. Elles semblent exister dans toutes les cellules, et, dans la plupart des cas, l'activité même de la cellule en dépend (73). Ces enzymes sont très probablement de l'espèce des protéines ; elles sont rapidement détruites par la chaleur en présence de l'eau. Les agents actifs des sécrétions internes sont toujours de l'espèce des ferments ou enzymes. Driesch (74) a conjecturé que le noyau de la cellule constitue un magasin de ces ferments, qui passeraient dans le protoplasme des tissus et y produiraient leurs actions spécifiques.

3° Les *antigènes* (75), les *anticorps*, d'une manière générale les substances immunisantes contiennent certaines protéines connues et peut-être quelques autres composés de nature analogue. Parmi ces composés *actifs* sont certaines enzymes, poisons bactériens, venin de Serpents, poison des Araignées et quelques poisons végétaux ; les antigènes de cette espèce sont puissamment actifs et possèdent des propriétés, qui pourraient permettre de les classer parmi les enzymes. Lorsqu'un organisme est envahi par une de ces protéines (sauf à l'intérieur du canal alimentaire), certains véhicules chimiques appelés *anticorps* se produisent, qui ont la propriété de protéger les tissus contre cette invasion ; ces anticorps sont de véritables *agents d'immunité* et servent à accroître la résistance de l'organisme contre de nouvelles attaques des antigènes. C'est à la formation d'anticorps, les antitoxines, qu'est due la guérison de certaines infections comme la diphtérie et le tétanos.

Il existe aussi une sorte d'antigène constitué par des composés *inactifs* de protéine, qui, lorsqu'ils envahissent l'organisme, déter-

(71) Abel (John-J.), 1915, p. 168.
(72) Loeb (Jacques), 1906, p. 8, 28.
(73) Schæfer (Sir Edward-A.), 1916, p. 4, 5.
(74) Wilson (Edmond-B.), 1906, p. 427.
(75) Zinsser (Hans), 1915, p. 223-226, 247, 248.

minent la formation d'anticorps agissant d'une façon tout à fait différente de celle des antitoxines. Ils tendent à assimiler ou à rejeter les antigènes envahisseurs sans conférer à l'organisme aucune immunité contre de nouvelles invasions, rendant, au contraire, l'organisme de plus en plus susceptible (76). Les expériences faites sur des animaux montrent en effet que la première injection de ces protéines inactives peut être complètement inoffensive, alors que les injections suivantes peuvent produire des troubles graves et même la mort.

Il est donc évident que l'invasion de l'organisme par un antigène puissamment actif ou par un antigène inactif produit des modifications physicochimiques, dont l'origine paraît être dans la cellule elle-même et qui ont pour effet de provoquer la formation de véhicules chimiques, les anticorps, apparaissant dans la circulation sanguine.

4° Sont d'une importance vitale pour l'organisme les véhicules chimiques constitués par les *sécrétions internes* (77), dues en grande partie aux organes endocrines (ἔνδον, à l'intérieur, et κρίνω, séparer), ou glandes à sécrétions internes ; ces glandes libèrent à l'intérieur de leurs cellules certaines substances spécifiques, qui passent directement dans la circulation sanguine et qui ont une action excitatrice ou inhibitrice sur d'autres organes. Starling a donné (1903) à certains de ces véhicules internes excitateurs le nom d'*hormones* (ὁρμάω, éveiller, stimuler). Schæfer (78), qui a passé en revue tous les organes de sécrétion interne, a proposé récemment le terme opposé de *chalone* (χαλάω, ralentir) pour les véhicules chimiques qui dépriment, ralentissent ou inhibent l'activité de parties du corps éloignées. Les interactions entre différentes parties de l'organisme,

(76) Phénomène de l'*anaphylaxie*, découvert par Ch. Richet. (*Note du traducteur.*)

(77) L'introduction dans la science de la notion de sécrétion interne est due à Claude Bernard (1855, fonction glycogénique du foie). L'introduction des notions d'excitant fonctionnel spécifique et de corrélation fonctionnelle humorale est due à Brown-Séquard (1889-1891). Ces questions ont été particulièrement étudiées et exposées par E. Gley : *Exposé des données expérimentales sur les corrélations fonctionnelles chez les animaux* (*Année biologique*, t. I, 1896, p. 313) ; *Les sécrétions internes*, Baillière, 1914 ; *Traité élémentaire de physiologie*, 4e édit., Baillière, 1918-1919 ; *Quatre leçons sur les secrétions internes*, Baillière, 1920, qui indique l'état actuel ; on trouvera aussi des développements importants dans le grand ouvrage de W.-M. Bayliss, *Principles of general physiology*, Londres, Longmans Green, 2e édit., 1918, ch. X, XXIV. Sur la catalyse, voir P. Sabatier, *La catalyse en chimie organique*, 2e édit., Béranger, 1920. Ces notions sont aujourd'hui classiques. (*Note du tradacteur.*)

(78) Schæfer (Sir Edward-A.), 1916, p. 5.

produites par ces véhicules, sont en relation avec une composition chimique plus simple que celle des enzymes (79) ; car les hormones et les chalones ne deviennent pas, pour la plupart, inactifs, même lorsqu'ils ont été soumis à une ébullition prolongée.

5° Les *vitamines*, qu'on trouve dans de nombreuses formes d'aliments et spécialement dans les parties externes des graines de certaines céréales, telles que le riz et le blé, ont une importance particulière dans les transformations d'énergie liées à la nutrition et à la croissance.

Au cours de l'évolution, certaines cellules spéciales et finalement certains groupes spéciaux de cellules ont donné naissance aux glandes ; aucune des découvertes que nous avons décrites jusqu'ici ne jette plus de lumière sur la formation d'un organisme vivant complet que celles qui ont trait aux produits de leurs sécrétions internes.

Les principales glandes à sécrétion interne de l'Homme sont : les thyroïdes, les parathyroïdes, le thymus, les capsules surrénales, la glande pituitaire et la glande pinéale, dont les rudiments apparaissent chez les Vertébrés les plus anciens et même chez leurs ancêtres Invertébrés, quoique leurs fonctions n'aient été guère découvertes que par expérimentation sur l'Homme et sur les Mammifères inférieurs.

Parmi les véhicules chimiques engendrés par ces glandes, les uns agissent sur la croissance de l'organisme tout entier, tandis que d'autres n'ont d'action que sur certaines parties de l'organisme. Les uns arrêtent complètement la croissance, d'autres la stimulent dans certaines parties seulement, d'autres modifient complètement les proportions de certaines régions du corps. C'est ainsi qu'une lésion de la glande pituitaire, qui se trouve au-dessous du cerveau des Vertébrés, produit un arrêt de la croissance, une adiposité marquée, un retard ou une défectuosité dans le développement sexuel. D'autre part, un état pathologique de la glande pituitaire, activant d'une façon anormale son fonctionnement, est suivi d'une grande augmentation des dimensions générales de la tête, d'un changement complet dans les proportions de la face, qui s'allonge et se rétrécit, ainsi que d'une croissance excessive des membres, en même temps

(79) *Ibid.*

que d'un raccourcissement et d'un épaississement des mains, la *brachydactylie* (80).

En d'autres termes, la régulation et l'équilibre dans les proportions et les dimensions normales de certaines parties du squelette dépendent des véhicules chimiques engendrés par les glandes à sécrétions internes.

Il a été également démontré que les glandes sans conduits ne sont pas seules des glandes à sécrétions internes et que certaines glandes à conduits, telles que les ovaires, les testicules et le pancréas, ont une double fonction : elles sécrètent par leurs conduits et, en

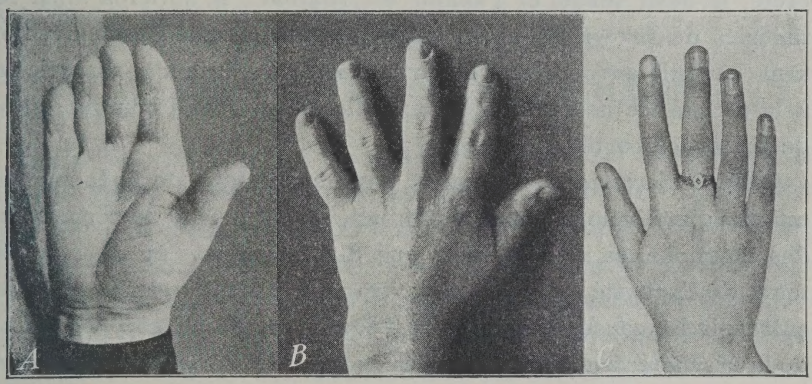


FIG. 8. — Formes de mains déterminées par l'hérédité (A) ou par des sécrétions internes anormales (B, C).

A. — *Brachydactylie partiellement héréditaire, attribuée à des causes congénitales. D'après* DRINKWATER.

B. — *Brachydactylie acquise. Cette main anormalement large et trapue montre un des effets des hypersécrétions de la glande pituitaire.*

C. — *Dolichodactylie acquise. Cette main svelte, aux doigts effilés, montre un des effets d'une sécrétion insuffisante de la glande pituitaire. D'après* CUSHING.

même temps, elles sont le siège de sécrétions internes, qui pénètrent directement dans la circulation sanguine. C'est un fait connu de tout temps que l'ablation des glandes sexuelles d'un jeune animal des deux sexes non seulement arrête le développement des caractères sexuels secondaires, mais favorise le développement de caractères appartenant au sexe opposé. On a découvert, au cours du dernier siècle et du siècle actuel, que tous ces caractères dont le développement a été ainsi arrêté peuvent être restaurés par transportation ou

(80) SCHÆFER (Sir Edward-A.), 1916, p. 107, 108, 110 ; CUSHING (Harvey), 1911, p. 253, 256.

greffe, sur certaines parties du corps, d'ovaires ou de testicules appartenant soit au même individu, soit à un autre ; il est donc démontré que, dans les deux sexes, les caractères sexuels secondaires dépendent de quelque sécrétion interne des ovaires et des testicules et non de la production normale des cellules sexuelles mâles et femelles, ovules et spermatozoïdes.

La démonstration classique de cette action des sécrétions internes (81) a été faite expérimentalement par Berthold sur des Oiseaux. En 1849, il greffa des testicules de jeunes Coqs sur des femelles, qui, dans la suite, acquirent le timbre de voix du mâle, la crête, le désir sexuel et l'amour du combat ; il anticipa ainsi les théories de Brown-Séquard, d'après lesquelles une glande avec ou sans conduit envoie dans la circulation les substances essentielles à la croissance normale et au maintien d'un grand nombre, sinon de toutes les parties du corps.

Cette découverte de la nature physicochimique de phénomènes, qui, dans le développement individuel, jouent le rôle de régulateurs des fonctions, en même temps que d'accélérateurs ou de retardateurs de l'activité pour certains caractères de l'organisme, laisse entrevoir les causes possibles de l'équilibre, du développement ou de la dégénérescence de certaines parties de l'organisme au cours des générations successives ; elle laisse également entrevoir les modes concevables, depuis si longtemps recherchés, de l'interaction entre, d'une part, les actions et réactions du développement individuel (protoplasme et chromatine somatique) et, d'autre part, celles des cellules sexuelles dans l'évolution de la race (chromatine héréditaire).

Une hypothèse héréditaire a été effectivement proposée, en 1906, par Cunningham (82) et fondée sur la découverte faite par Berthold que les relations entre les cellules germinatives et les organes sexuels secondaires étaient plutôt un mécanisme chimique qu'un mécanisme nerveux, comme on l'avait supposé auparavant. Pour paraphraser l'hypothèse de Cunningham en termes actuels : puisque les hormones et les chalones, produits par les sécrétions internes d'un groupe de cellules sexuelles (ovaires et testicules), déter-

(81) Sur l'état actuel de cette question, voir G. Bohn et A. Drzewina, *La chimie et la vie,* Flammarion, 1920, chapitre VI, *Déterminisme des caractères sexuels.* (*Note du traducteur.*)

(82) Cunningham (J.-T.), 1908, p. 372-428.

minent le développement de beaucoup d'autres organes, il est possible que les hormones et les chalones, qui naissent de l'activité cellulaire somatique, agissent sur les éléments physicochimiques des cellules sexuelles, qui correspondent potentiellement aux tissus d'où dérivent ces hormones et chalones. Cunningham était un chaud partisan de la conception lamarckienne et son hypothèse héréditaire avait pour objet de suggérer comment les modifications du corps par l'action du milieu et par les conditions de développement pouvaient agir sur les tissus et sur la constitution physicochimique de la chromatine dans les cellules sexuelles, de façon à devenir héréditaire et à réapparaître dans les générations suivantes (transmission des caractères acquis).

DIFFÉRENCIATION PHYSICOCHIMIQUE

Loeb (83), exposant les résultats de recherches récentes sur le cancer, arrive aux conclusions suivantes : « Nous devons admettre que tout individu appartenant à une certaine espèce diffère chimiquement de tout individu de même espèce et qu'un animal d'une espèce diffère encore bien davantage, dans sa constitution chimique, d'un animal d'une autre espèce (84). Toute cellule corporelle a des caractères chimiques communs à toutes les autres cellules du même corps et aux fluides de ce corps ; et ce groupe chimique particulier diffère du groupe chimique de tout individu appartenant à la même espèce et encore davantage du groupe chimique de tout individu appartenant à une autre espèce. C'est ainsi que les cellules d'un organisme sont adaptées entre elles et adaptées aux fluides de cet organisme...

« Il a été possible de démontrer expérimentalement qu'il existe des différences chimiques délicates non seulement entre espèces différentes et entre individus différents d'une même espèce, mais encore entre des groupes de familles constituant une lignée, qui sont différenciées d'autres lignées de même espèce par certains caractères chimiques. Il a été démontré, par exemple, que les races de Souris blanches européennes diffèrent chimiquement des races de

(83) Loeb (Leo), 1906, p. 209-226.

(84) Cette spécificité de la substance chimique était une des idées fondamentales de A. Gautier et de Le Dantec, qui l'ont exposée avant Loeb. (*Note du traducteur.*)

Souris blanches américaines, malgré l'identité apparente des deux groupes de races. »

Les investigations de Reichert et de Brown (mentionnées au chap. VIII, p. 227) mettent en évidence la complexité presque inconcevable d'un élément unique du sang : les cristaux d'oxyhémoglobine.

CHAPITRE III

ÉVOLUTION DES BACTÉRIES, DES ALGUES ET DES PLANTES (1)

Énergie et morphologie. Premier stade de l'évolution biochimique chez les Bactéries, p. 71. — Les Bactéries dans la régulation de la vie, p. 80. — Évolution du protoplasme et de la chromatine, les deux éléments constitutifs du monde vivant, p. 81. — Chromatine et chromosomes, principes de l'hérédité, p. 83. — La chlorophylle des plantes et l'énergie de la lumière solaire, p. 88. — Évolution des Algues, p. 90. — Comparaisons physicochimiques entre l'évolution végétale et l'évolution animale, p. 93.

Nous allons exposer maintenant quelques-uns des principes physicochimiques, qui agissent dans les formes vivantes les plus simples, en commençant par les Bactéries.

ÉNERGIE ET MORPHOLOGIE. PREMIER STADE DE L'ÉVOLUTION BIOCHIMIQUE CHEZ LES BACTÉRIES

Dans l'origine de la vie, les Bactéries semblent situées à mi-chemin entre l'état chimique précellulaire hypothétique, dont nous avons

(1) Voir sur ce chapitre, pour les Bactéries : les travaux de E. Renault (cités par Zeiller, voir plus bas) ; E Duclaux, *Traité de microbiologie*, 4 vol., Masson, 1898-1901 ; M. Jungano et A Distaso, *Les Anaérobies*, Masson, 1910 ; F. Bezançon, *Précis de microbiologie clinique*, Masson, 1910 ; E. Brumpt, *Précis de parasitologie*, Masson, 1913 ; Macé, *Traité de bactériologie*, 2 vol., Baillière, 1913, Atlas, 1914 ; Dopter et Sacquépée, *Précis de bactériologie*, Baillière, 1920 ; E Bodin, *Biologie générale des Bactéries*, Masson, 1904, *Les Bactéries de l'eau, de l'air et du sol*, Masson, 1904 ; E. Burnet, *Microbes et toxines*, Flammarion, 1919.

Pour les Algues : *Paléontologie française*, ouvrage collectif publié par Masson, 2e série, *Végétaux fossiles* ; R. Zeiller, *Éléments de paléobotanique*, Masson, 1900, chapitre sur les Algues, avec bibliographie.

Pour les plantes en général : E. Renault, *Cours de botanique fossile*, 4 vol., Masson, 1882-1885 ; G. de Saporta, *Le monde des plantes avant l'apparition de l'Homme*, Masson ; G de Saporta et A.-F. Marion, *L'évolution du règne végétal*, 3 vol., Baillière, 1881-1885 ; R. Zeiller, *Éléments de paléobotanique*, Masson, 1900, avec bibliographie très complète ; A. Étard, *La biochimie et les chlorophylles*, Masson, 1906 ; M. Boule, *Conférences de paléontologie*, 2e éd., Masson, 1910 ; Noël Bernard, *L'évolution des plantes*, Alcan, 1916, *Principes de biologie végétale*, Alcan, 1921 ; Ph. Van Tieghem, *Éléments de botanique*, 2 vol., Masson, 1918 ; L. Blaringhem, *La botanique*, dans *De la méthode dans les sciences*, 2e série, Alcan, 1911 ; R. Zeiller, *La Paléobotanique*, dans *La science française* (t. I), Larousse 1913, avec bibliographie. (*Note du traducteur.*)

parlé (p. 59-61), et l'état chimique cellulaire bien défini des végétaux les plus primitifs, les Algues. Par suite de leurs dimensions infinitésimales, elles ne peuvent pas être classées d'après leur forme, mais peuvent l'être d'après leurs actions, réactions et interactions chimiques, dont l'analyse est un des triomphes de la science moderne. Les mécanismes, par lesquels les organismes bactériens captent, emmagasinent et dégagent l'énergie, sont beaucoup mieux connus et sont plus importants que ceux qui président à leur morphologie.

Une terre ou un océan dénués de Bactéries seraient bientôt inhabitables pour les autres végétaux et pour les animaux. Réciproquement, il est probable que les organismes du type bactérien ont préparé la terre et l'océan à l'évolution ultérieure des végétaux et des animaux et que la vie a passé par un très long stade bactérien.

La dimension des Bactéries est en raison inverse de leur importance dans l'histoire primitive et actuelle de la terre. Les plus grosses ne dépassent guère 50 microns (le micron vaut un millième de millimètre) en longueur et 5 microns en largeur (2). Les plus petites qui soient visibles mesurent de 1/2 à 1/5 micron, extrême limite de visibilité microscopique. Au delà, leur existence ne peut être qu'inférée dans certaines infections. La constitution chimique de ces êtres microscopiques et ultra-microscopiques est certainement d'une très grande complexité. Leur nombre est considérable ; il atteint dans les *excreta* d'un adulte normal de 128 000 000 000 (128×10^9) à 33 000 000 000 000 (33×10^{12}) ; leur poids est approximativement, après dessiccation, de 5,5 décigrammes, pour environ 6 décigrammes d'azote, qui représentent, dans cette masse desséchée, près de la moitié de tout l'azote intestinal (3).

La découverte de la vie chimique des Bactéries les plus primitives marque, dans la solution du problème des origines vitales, un progrès aussi important que celui qui s'attache à la découverte beaucoup plus ancienne de l'action chimique de la chlorophylle dans les plantes.

Les Bactéries *prototrophiques* (à alimentation primitive), qui ont

(2) Le Bacille de l'influenza, dont la dimension est 1/2 × 1/5 micron, et le germe de la paralysie infantile, qui mesure 1/5 micron, sont à la limite de visibilité microscopique. Au delà de cette limite sont les Bactéries ultra-microscopiques, dont certaines peuvent passer à travers les mailles des bougies de filtration.

(3) KENDALL (A.-I.), 1915, p. 209.

le pouvoir de puiser leur énergie ou leur alimentation dans le monde inanimé, ne sont pas seulement les organismes les plus simples que l'on connaisse, elles représentent probablement une survivance d'un stade antérieur de vie chimique. Empruntant directement leur énergie et leurs aliments aux composés chimiques inorganiques, elles ont été capables de vivre et de prospérer sur la terre inanimée, avant même que la lumière solaire y ait pénétré régulièrement et bien avant le premier stade chlorophyllien de l'évolution de la vie végétale (Algues). Parmi ces Bactéries à alimentation primitive, survivances possibles de l'âge archéozoïque, est le *Nitrosomonas* d'Europe (4), qui, pour ses combustions, puise directement l'oxygène dans le milieu inorganique par l'intermédiaire du fer, du phosphore ou du manganèse, son unique cellule constituant un petit laboratoire chimique puissant, qui contient des catalyseurs oxydants et dont l'activité est accélérée par la présence du fer et du manganèse. Le Nitrosomonas, qui appartient encore au stade primitif, vit sur le sulfate d'ammonium. Il emprunte sen énergie (aliments) à l'azote de l'ammonium et forme des nitrites. Il vit en symbiose avec le *Nitrobacter*, qui prend son énergie (aliments) aux nitrites formés par le Nitrosomonas et, par oxydation, les transforme en nitrates. Ces deux espèces de Bactéries donnent l'illustration la plus simple de *l'interaction d'un organisme* (*Nitrobacter*) *avec le milieu vivant environnant* (*Nitrosomonas*) (5).

Ces organismes sont très répandus : on trouve le Nitrosomonas en Europe, en Asie et en Afrique et le Nitrobacter semble universellement distribué. Ces organismes à alimentation primitive sont classés parmi les *Bactéries nitrifiantes*, parce qu'ils retirent l'azote des composés ammoniacaux. Heræus et Hüppe, en 1887, ont été les premiers à observer ces nitrificateurs en action dans le sol et à prouver que les organismes préchlorophylliens étaient capables de se développer en n'empruntant leur énergie qu'à l'ammonium et à l'anhydride carbonique. Onze éléments chimiques de la vie sont impliqués dans les réactions vitales de ces organismes : le sodium, le potassium, le phosphore, le magnésium, le soufre, le calcium, le chlore, l'azote, le carbone, l'oxygène, l'hydrogène. Cette découverte a été confirmée par Winogradsky (1890, 1895), qui a démontré l'existence

(4) Fischer (Alfred), 1900, p. 51, 104.
(5) Jordan (Edwin-O.), 1908, p. 492, 497.

symbiotique des deux groupes mentionnés plus haut : le Nitromonas qui forme des nitrites et le Nitrobacter qui forme des nitrates. Non seulement ces Bactéries sont indépendantes des composés vivants, mais de simples traces de composés carbonés et azotés organiques leur sont nuisibles. Plus tard Nathanson (1902) et de Beyjerinck (1904) ont montré que certaines Bactéries sulfureuses possédaient la propriété analogue de convertir l'oxyde ferrique en oxyde ferreux et l'acide sulfhydrique (H^2S) en anhydride sulfureux (SO^2).

Ces organismes bactériens peuvent avoir prospéré sur la terre et avoir préparé chimiquement à la fois la terre et les eaux aux formes inférieures de la vie végétale. Le rôle des *Bactéries nitrifiantes* dans la décomposition des roches a été bien résumé par Clarke dans le passage suivant (6) : « Des formes de vie aussi primitives que celles des Bactéries semblent même avoir exercé une influence bien définie sur la décomposition des roches. A. Müntz a trouvé sur des sommets alpins, où aucune autre vie ne subsiste, des détritus de roches où les ferments nitrifiants pullulent. Les calcaires et les micaschistes du Pic du Midi, dans les Pyrénées, les détritus de schistes calcaires du Faulhorn dans l'Oberland bernois offrent d'autres bons exemples du même fait. Ces organismes tirent leur nourriture des composés azotés entraînés par la neige et la pluie ; ils convertissent l'ammoniaque en acide azotique, qui, à son tour, corrode les parties calcaires des roches. A. Stützer et R. Hartleb ont observé des décompositions analogues du ciment par des Bactéries nitrifiantes. Les effets ainsi produits en un point peuvent être minimes, mais, par agrégation, ils deviennent appréciables. J.-C. Branner a cependant élevé des doutes sur la validité de l'interprétation de Müntz ; de nouvelles recherches paraissent devoir être poursuivies. »

Il convient de remarquer que c'est l'*azote provenant des eaux et du sol*, plutôt que l'azote atmosphérique, qui joue le rôle essentiel dans la vie de ces organismes. En un sens, ils représentent un stade primitif de l'azote dans l'évolution chimique (puisque le carbone n'est pas leur premier constituant) et une adaptation aux milieux terrestre et aquatique plutôt qu'au milieu atmosphérique. Nous avons montré, dans notre description de la chimie de la terre inorganique,

(6) Clarke (F.-W.), 1916, p. 485. Ce rôle a été découvert par deux savants français, Schloesing et Müntz ; les Bactéries nitrifiantes ont été isolées pour la première fois par Winogradsky. (*Note du traducteur.*)

comment les principaux éléments essentiels à l'énergie et à la nutrition des Bactéries nitrifiantes (sodium, potassium, calcium et magnésium, avec l'azotite de potassium et les sels d'ammonium comme source d'azote) ont pu s'accumuler dans les eaux, les étangs et le sol. Ces Bactéries ont été dès leur naissance des agents de formation et de nutrition du sol sur la terre primitive ; elles se développent en présence de composés d'un caractère extrêmement primitif. Il est important de noter que l'eau et l'air étant essentiels aux réactions inorganiques de l'ammonium sur la surface et près de la surface du sol, les Bactéries nitrifiantes ne vivent pas à la surface desséchée des roches, mais à l'intérieur, dans des couches qui atteignent de 1^{m},80 à 3 mètres, où l'humidité est permanente et le sol poreux bien aéré (7), et, y agissant vigoureusement, y produisent un sous-sol azoté, dont la présence explique l'enracinement profond des plantes désertiques.

Un second point de grande importance est que ces organismes nitrifiants sont *thermophiles* et *héliophobes* ; ils dépendent de la chaleur du sol et du soleil ; leur activité, comme celle des autres Bactéries, se développe mieux à l'abri du soleil, dont l'action directe leur est généralement pernicieuse. Leur stérilisation par la lumière solaire est due en partie à la coagulation des colloïdes bactériens par les radiations de la lumière ultra-violette. Cette sensibilité à la lumière ne peut cependant pas être invoquée pour contester leur très grande ancienneté géologique, car la non différenciation de leur structure et leur aptitude à vivre sur des aliments inorganiques, *même à l'abri du soleil*, semblent prouver qu'ils représentent une forme extrêmement primitive de la vie (8).

La très grande antiquité géologique de certaines formes inférieures de Bactéries, qui se nourrissent d'azote, est d'ailleurs démontrée par la découverte que Walcott (9) a annoncée, en 1915, d'une espèce de Bactérie fossile prépaléozoïque, attribuée au groupe des *Micrococcus*, mais probablement plutôt apparentée au *Nitrosococcus* actuel, qui dérive son azote de sels ammoniacaux.

Ces Bactéries fossiles ont été trouvées dans une coupe d'Algues chlorophylliennes appartenant aux calcaires du Newland, dans les terrains algonkiens de Montana, dont l'âge est évalué à environ

(7) Lipman (Charles-B.), 1912, p. 7, 8, 16, 17, 20.
(8) Kliger (I.-J.).
(9) Walcott (Charles-D.), 1915, p. 256.

33 millions d'années; elles témoignent d'un très long stade d'évolution bactérienne. Dans la section représentée en A (fig. 9), aux points indiqués par les flèches, se trouvent de petites chaînes de cellules qui leur sont tout à fait semblables; elles appartiennent à l'espèce actuelle des *Azotobacter*, une Bactérie qui fixe l'azote atmosphérique et le transforme de façon à le rendre utilisable par les plantes. La forme fossile algonkienne est apparentée à d'autres Bactéries

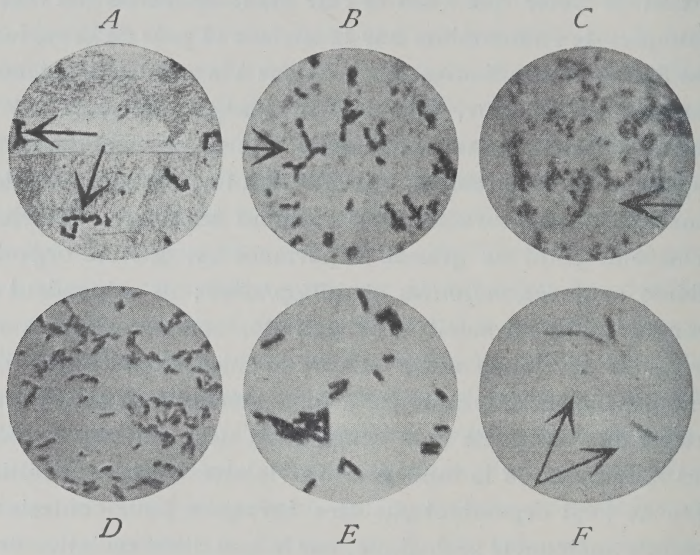


FIG. 9. — Bactéries fossiles et bactéries actuelles.

A. — *Bactéries fossiles du calcaire précambrien du Newland (Algonkien), d'après* WALCOTT.

B. — *Bactéries nitrifiantes actuelles trouvées dans le sol ; la flèche indique un groupe en forme de chaîne, analogue à celui des Bactéries fossiles de* WALCOTT.

C. — *Un type plus complexe de Bactéries nitrifiantes trouvées dans le sol.*

D. — *Bactéries nitrifiantes des racines noduleuses de légumineuses. Remarquer la structure granulaire de ce qu'on suppose être la* chromatine.

E. — *Bactéries dénitrifiantes dans le sol et dans l'eau.*

F. — *Bactéries colorées, de façon à faire apparaître les granules de chromatine ou* nuclei, *au centre de chaque cellule bactérienne en forme de bâtonnet.*

nitrifiantes, au *Nitrosococcus*, au *Nitrosomonas* et au *Nitrobacter*, qui vivent sur des sels simples et empruntent leur carbone à l'anhydride carbonique (CO^2).

L'évolution progressive de la structure cellulaire de ces organismes peut être en partie suivie malgré leurs dimensions extrêmement petites. La structure cellulaire de la Bactérie algonkienne et celle du *Nitrosococcus* actuel (fig. 9, A, B) sont très primitives et en appa-

rence non différenciées, leur protoplasme est nu, sans enveloppe. Cette structure primitive s'aperçoit aussi en C, autre type de Bactérie terrestre nitrifiante, qui est chimiquement plus complexe, car elle peut emprunter son azote aux composés azotés inorganiques et organiques (acides aminés), alors que ceux-ci sont mortels pour le *Nitrosomonas* et les diverses formes du *Nitrobacter*. La flèche indique un groupe de cellules dont l'apparence est semblable à celles de la section figurée en B. En D apparaît un stade plus élevé, de structure granulaire, avec les Bactéries nitrifiantes des racines noduleuses de légumineuses, qui vivent, comme celles de B et C, sur des composés chimiques inorganiques, mais tirent leur azote de l'atmosphère et leur carbone de sucres ; leur structure granulaire est irrégulière. Le type suivant de Bactérie (E) est un organisme *dénitrifiant*, qui emprunte son oxygène aux nitrates et les transforme en nitrites, en azote libre et en ammoniaque. Un stade plus avancé de structure et d'évolution chimiques apparaît en F, où sont figurées quatre Bactéries allongées en forme de bâtonnet, avec une masse nucléaire de chromatine fortement accentuée. Cet organisme est chimiquement plus complexe que le précédent, car il peut sécréter une enzyme de nature tryptique, qui lui permet d'utiliser des polypeptides et des protéines complexes (caséine). Il est du type aérobie exclusif, étant incapable de fonctionner en l'absence d'oxygène libre.

Ce ne fut qu'après la formation des plantes proprement dites, chlorophylliennes et emmagasinatrices de carbone, que le deuxième grand groupe de Bactéries nitrifiantes parasites apparurent et développèrent cette propriété qu'elles possèdent d'emprunter et d'accumuler l'*azote atmosphérique par association vivante ou symbiose avec les plantes*, ainsi que d'extraire leur carbone d'hydrates de carbone végétaux, au lieu de composés organiques. Ces Bactéries, qui utilisent l'azote atmosphérique et le carbone des plantes, se répartissent en trois grandes classes : *Bacteria radicicola*, en symbiose avec les formations radiculaires des légumineuses (fig. 9, D) ; *Claustridium*, anaérobie, c'est-à-dire qui n'a pas besoin d'oxygène libre, et *Azotobacter*, aérobie, c'est-à-dire qui exige la présence d'oxygène libre (10).

(10) JORDAN (Edwin-O.), 1908, p. 484-491.

Il semble que les premiers stades de l'évolution bactérienne ont consisté à développer une série de molécules complexes, pouvant accomplir des fonctions multiples et variables, et que la différenciation visible de la cellule n'est venue que plus tard (11). Pas à pas, l'évolution chimique et l'adjonction d'actions, réactions et interactions de plus en plus complexes paraissent correspondre à l'évolution de l'organisme bactérien, à mesure qu'il approche des conditions de la cellule type, avec son noyau à chromatine et son soutien : le protoplasme.

En résumé, la Bactérie actuelle témoigne d'une série de phases physicochimiques primitives dans l'emprunt, l'accumulation et l'utilisation de l'énergie et dans la formation de produits, qui lui sont utiles à elle-même et aux autres organismes, ainsi que de sous-produits, qui, en tant que véhicules chimiques, déterminent des interactions dans d'autres organismes. Les Bactéries les plus simples, qui vivent directement sur la matière inorganique, possèdent déjà la plupart des propriétés chimiques fondamentales du monde vivant, à savoir :

a. la nature colloïdale de la matière interne de la cellule, avec toutes les adaptations des suspensions colloïdales ;

b. l'action et la réaction stimulatrices des éléments métalliques et non métalliques, par exemple les accélérations par l'action du fer, du manganèse et d'autres métaux ; certaines Bactéries portent des charges positives, d'autres des charges négatives ;

c. les actions catalytiques (enzymes, etc.), à l'intérieur et au dehors de l'organisme ;

d. l'accumulation des protéines et des hydrates de carbone, ressources nutritives fondamentales du monde vivant.

Les réactions chimiques des Bactéries sont ainsi analogues à celles des cellules végétales et animales supérieures.

Comme aliment primordial des autres formes vivantes, la Bactérie, qui fabrique ses propres protéines, est caractérisée par la présence invariable d'azote ; l'azote est également un constituant très répandu de toutes les protéines.

(11) KLIGLER (I.-J.).

TITRE DES ÉLÉMENTS CHIMIQUES DANS LES PROTÉINES (12)

Carbone	50 à 55 p. 100
Oxygène	19 à 24 —
Azote	18 à 19 —
Hydrogène	6,9 à 7,3 —
Soufre	0,3 à 2,4 —

Les suspensions bactériennes présentent les caractères des suspensions colloïdales ; ce sont des fluides contenant de minimes particules de gélatine mises en mouvement par l'agitation moléculaire ; elles ont la valeur nutritive des protéines et constituent l'aliment principal de nombreux Protozoaires, forme la plus élémentaire de la vie animale. Il existe plusieurs sortes de véhicules de la catégorie des enzymes (13) : les enzymes *protéolytiques*, les enzymes *oxydantes*, les enzymes *synthétiseuses* (14). Les enzymes protéolytiques, telles que les enzymes tryptiques des animaux, ne peuvent digérer que des protéoses et des protéines simples (caséine, albumine), à l'exclusion des protéines complexes. Il existe des enzymes oxydantes puissantes, mais leurs caractères ne sont pas connus. Il doit exister aussi des enzymes synthétiseuses, formant par synthèse de nouveaux composés chimiques, quoiqu'on n'ait encore à cet égard aucune donnée positive.

Douées de ces propriétés physicochimiques, qui peuvent avoir été acquises une à une, les Bactéries primitives donnent une première image de l'évolution subséquente des végétaux et des animaux ; elles rayonnent par adaptation en divers groupes, qui cherchent de nouvelles sources d'énergie, soit directement dans le monde inorganique, soit symbiotiquement, en transformant les aliments organiques bactériens et végétaux en protéines et en hydrates de carbone. Ces divers groupes vivent ensemble en de vastes commmunautés et agissent chimiquement les uns sur les autres sous l'action des modifications du milieu.

La vie parasitique des Bactéries, qui a commencé par la symbiose

(12) MOORE (F.-J.), 1915, p. 199. Les protéines nucléaires contiennent, en outre, une proportion notable de phosphore.

(13) Sur la classification des *enzymes* ou *diastases* (dénomination plus généralement adoptée dans la terminologie française), voir : E. LAMBLING, *Précis de biochimie*, 2e édit., Masson, 1919, p. 104-110 ; E. GLEY, *Traité élémentaire de physiologie*, 4e édit., J.-B. Baillière, 1918-1919, p. 89-99. (*Note du traducteur.*)

(14) KLIGLER (I.-J.).

avec d'autres Bactéries, est entrée ensuite en relation étroite avec les végétaux et finalement avec le monde vivant tout entier.

Comme les autres formes de la vie, les Bactéries ont besoin d'oxygène pour leurs combustions, dans leurs actions et interactions intracellulaires ; mais l'oxygène libre n'est pas seulement inutile, il est toxique pour les Bactéries anaérobies découvertes par Pasteur en 1861, qui tirent leur oxygène de composés inorganiques et organiques. Toutefois, un groupe intermédiaire de Bactéries, les *Anaérobies facultatives*, peuvent utiliser l'oxygène libre ou l'oxygène combiné et sont un premier anneau entre les formes primitives et les formes plus élevées de la vie, auxquelles l'oxygène libre est absolument nécessaire. Il existe enfin un groupe de Bactéries supérieures sporulantes, qui ont besoin d'oxygène libre ; elles sont sans doute postérieures dans l'évolution et constituent le stade suivant.

La Bactérie du fer, découverte en 1838 par Ehrenberg, tire son activité de l'oxydation des composés ferreux ; l'oxyde insoluble s'emmagasine dans la cellule et y abandonne le fer, lorsque la Bactérie vient à mourir (15). Les couches de minerai de fer de certaines roches stratifiées précambriennes, dont l'âge est évalué à 60 millions d'années, sont généralement considérées comme des formations bactériennes (16). Les Bactéries du soufre empruntent de même leur activité à l'oxydation de l'acide sulfhydrique.

LES BACTÉRIES DANS LA RÉGULATION DE LA VIE

Les Bactéries annoncent ainsi le monde végétal des Algues, des Diatomées, ainsi que le monde animal des Protozoaires et des Mollusques, en jouant un rôle important dans la formation de la nouvelle croûte terrestre. C'est le cas pour les dépôts calcaires primitifs (carbonate de calcium) formés par l'action des Bactéries sur divers sels de calcium en solution dans l'eau de mer ; on en trouve un exemple actuel (17) dans les grands bancs du Bahama, où la boue calcaire est accumulée de nos jours par l'action du *Bacteria*

(15) Il est admis que les Bactéries du fer jouent un rôle important dans de nombreux petits dépôts de minerai de fer des marais. Il est possible que des dépôts sédimentaires plus étendus leur soient attribuables. En outre, le fait que des Bactéries du fer ont été trouvées dans des mines souterraines permet de supposer que certains dépôts souterrains de minerai de fer leur sont également dus. HARDER (E.-C.), 1915, p. 311.

(16) Jusqu'à présent cette opinion ne s'appuie sur aucun fait. (*Note du traducteur.*)

(17) DREW (George-H.), 1914, p. 44

calcis. Ces Bactéries devaient sans doute pulluler dans les mers continentales peu profondes des temps primitifs, comme elles le font aujourd'hui en bordure des côtes, où elles exercent leur double propriété de sécréter et de précipiter le calcaire et, en même temps, de transformer les composés azotés. La quantité de calcaire déposée est plus considérable dans les eaux des océans et la *variété* des formes vivantes y est plus grande ; mais le *nombre* des formes vivantes, qui dépendent des Algues pour leur nutrition, est moindre, parce que les Bactéries dénitrifiantes, qui prospèrent dans les eaux chaudes tropicales, privent les Algues des nitrates si nécessaires à leur développement. Là où la croissance des Algues est plus rare, la faune marine unicellulaire et pluricellulaire (plankton) (18) est nécessairement moins abondante. Nous avons là un excellent exemple de la grande loi de la *régulation du milieu par l'équilibre des ressources en énergie*, qui est un des aspects de l'interaction entre les organismes et le milieu environnant. Les Bactéries dénitrifiantes empruntent à l'eau l'énergie nécessaire aux formes végétales les plus primitives, qui ne sont pas utilisables pour les formes animales inférieures. C'est ainsi que dans les eaux marines plus froides, où les Bactéries dénitrifiantes n'existent pas, le nombre des formes vivantes est beaucoup plus considérable, mais leur variété est beaucoup moindre (19).

Les Bactéries lumineuses annoncent aussi les végétaux et les animaux photogènes (20), chez qui la production de lumière paraît liée à l'oxydation d'une substance phosphorescente en présence de l'eau et de l'oxygène libre (21).

EVOLUTION DU PROTOPLASME ET DE LA CHROMATINE, LES DEUX ÉLÉMENTS CONSTITUTIFS DU MONDE VIVANT

Existe-il à l'époque actuelle des Bactéries qui aient atteint le stade

(18) On distingue : le *benthon*, masse des êtres dont l'habitat est lié au fond de la mer ; le *nekton*, réunion des animaux qui nagent librement dans la mer, indépendamment des mouvements ordinaires de l'eau ; le *plankton*, masse des êtres qui flottent à la surface ou dans l'épaisseur des eaux, jouets des vagues et des courants. (*Note du traducteur.*)

(19) PIRSSON (Louis-V.), et SCHUCHERT (Charles), 1915, p. 104.

(20) HARVEY (E.-Newton), 1915, p. 230, 238.

(21) Sur les phénomènes photogènes de la vie, voir : R. DUBOIS, *La lumière et la vie* ; L. JOUBIN, *La vie dans les océans*, Flammarion, 1912. (*Note du traducteur.*)

d'une cellule complète avec son support de protoplasme, sa forme nucléaire distincte du protoplasme et la substance interne de son noyau : la chromatine ? La question reste douteuse (22). Certains bactériologistes, tels que Fischer, pensent que les Bactéries n'ont ni noyau ni chromatine ; d'autres admettent l'existence de la chromatine, mais nient celle d'un véritable noyau ; d'autres soutiennent

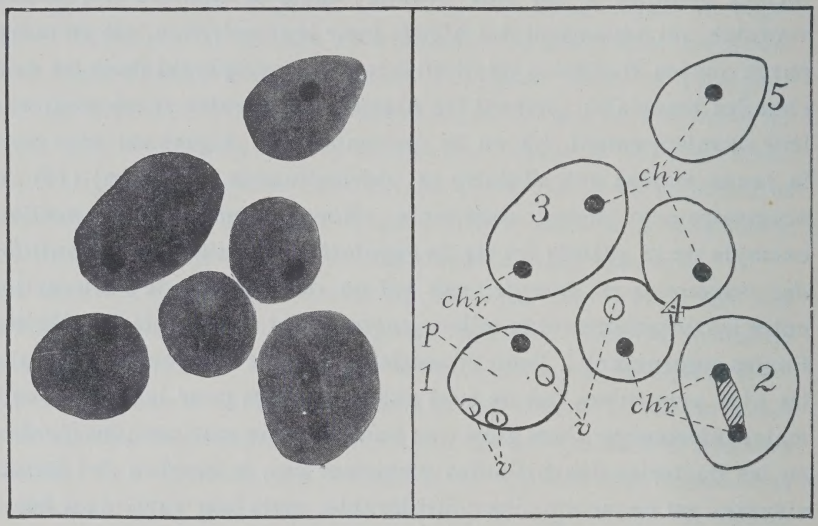


FIG. 10. — Protoplasme et chromatine de l'Amibe.

*Six spécimens d'*Amœba limax, *agrandis 1 000 fois en diamètre.*
p = *protoplasme,*
chr = *substance chromatique du noyau,*
v = *vacuoles.*
1 à 5. — Deux Amibes avec noyau a chromatine (chromatine à l'état de repos).
2. — Une Amibe avec noyau à chromatine se divisant en deux noyaux à chromatine.
3. — Amibe du même groupe avec deux noyaux à chromatine complètement séparés.
4. — Noyau dont le protoplasme et la chromatine se sont séparés pour former deux jeunes Amibes.
D'après une photographie de GARY N. CALKINS.

que l'organisme bactérien tout entier a un contenu de chromatine, ou même un noyau nettement différencié contenant de la chromatine ; la plupart cependant s'accordent sur la présence dans la Bactérie de granules, contenant une substance de la nature de la chromatine, et laissent ouverte la question de la présence ou de l'absence d'un noyau de structure distincte. Cette opinion traditionnelle

(22) KLIGLER (I.-J.).

s'appuie sur la présence dans toutes les Bactéries ordinaires de la *nucléine*, protéine nucléaire spécifique. L'existence de noyaux de chromatine chez les *Cyanaphyceæ* a été affirmée par Kohl (23) en 1902, par Phillips (24) et par Olive (25) en 1904.

Une autre question controversée en biologie est celle de l'ancienneté relative du protoplasme et de la chromatine. Les histologistes (Boveri, Wilson, Minchin) sont d'accord pour repousser toute théorie qui admettrait l'existence de formes vivantes exclusivement formées de protoplasme à l'exclusion de chromatine (26). D'après Minchin, tous les résultats des investigations modernes en cytologie et en protistologie (27) paraissent démontrer que les éléments formés de chromatine sont constitutifs des individus vivants primordiaux et que le protoplasme représente un produit secondaire. Quant à l'ancienneté relative du protoplasme et de la chromatine, Boveri suggère que les véritables cellules sont nées de la symbiose du protoplasme avec la chromatine et que les éléments doués de chromatine étaient primitivement indépendants. La conception la plus probable est celle de Wilson, d'après laquelle la chromatine et le protoplasme ont coexisté dès leur stade le plus primitif dans les cellules, dans les Bactéries visibles et même probablement dans les Bactéries ultramicroscopiques.

CHROMATINE ET CHROMOSOMES PRINCIPES DE L'HÉRÉDITÉ

Les recherches sur la théorie de la cellule, depuis Schleiden et Schwann, en 1838, ont porté d'abord sur la différenciation du protoplasme dans les tissus (histologie). Elles ont pris depuis 1880 une nouvelle direction en s'appliquant à la *séparation chimique et fonctionnelle de la chromatine*. De même que le protoplasme est l'*expression* de l'hérédité, la chromatine, dont Nægeli (1884) a été le premier à reconnaître le caractère physicochimique, en est le *siège*. L'*idioplasma* de la théorie de Nægeli répond à la structure de la chromatine

(23) Kohl (F.-G.), 1903.
(24) Phillips (O.-P.), 1904.
(25) Olive (E.-W.), 1904.
(26) Minchin (E.-A.), 1906, p. 32.
(27) La *protistologie* est l'étude des *protistes*, êtres vivants unicellulaires, de dimensions microscopiques, appartenant soit au règne animal, soit au règne végétal. Sur la chromatine, voir plus haut, p. XXI, note 16. (*Note du traducteur.*)

telle qu'elle a été déterminée par les recherches de Hertwig, Strasburger, Kölliker et Weismann, qui, indépendamment et presque simultanément (1884-1885), ont été amenés à conclure que le noyau de la cellule est le fondement de l'hérédité et que la chromatine est son élément constitutif essentiel (28). Dans le passage des organismes unicellulaires (Protozoaires) aux organismes pluricellulaires (Métazoaires), la chromatine se distribue dans les noyaux de toutes les cellules somatiques ; mais, d'après Boveri, toutes les cellules somatiques perdent une partie de leur chromatine, les cellules germinatives conservant seules tout l'héritage ancestral.

Le caractère chimique distinctif de la chromatine (fig. 11) par rapport au protoplasme est de renfermer du phosphore (29). La chromatine se distingue par un fort pou-

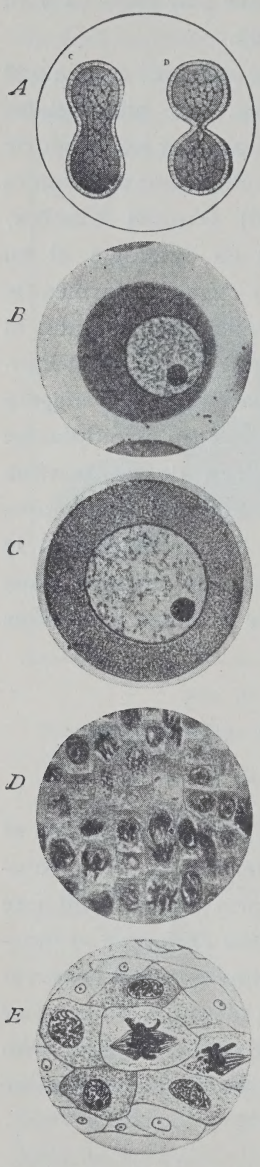


FIG. 11. — Les deux composés constitutifs du monde vivant.

Le protoplasme ou cytoplasme représente la forme visible essentielle *ou substance de la cellule dans son état de croissance. La chromatine est le* centre visible essentiel *de l'hérédité ; il existe certainement d'autres centres visibles et invisibles impliqués dans l'hérédité.*

Protoplasme : *Surfaces grisâtres pointillées ;*

Chromatine : *Surfaces noires, bâtonnets ondulés, filaments, croissants, doubles fuseaux, dans des cellules isolées (A-C) et dans des agglomérations de cellules (D, E).*

A, Achromatium, *organisme d'aspect bactérien, avec un réseau de filaments et de granules de chromatine.*

B, C. *Ovules unicellulaires d'un ovaire d'Oursin (état de repos) ; la chromatine est concentrée dans une petite sphère noire à l'intérieur du petit noyau (cercle intérieur).*

D, *Agglomération de cellules de l'extrémité de la racine d'un Oignon. La chromatine (état de mitose) est en noir, lignes ondulées et filaments.*

E, *Agglomération de cellules dans l'embryon de l'arbre rouge géant (Sequoia) de Californie. La chromatine (état de mitose) est en noir, bâtonnets ondulés, filaments, croissants, et fuseaux. Les limites de la cellule figurées par de fines lignes noires et le protoplasme en pointillé sont bien visibles. D'après* LAWSON.

(28) WILSON (E.-B.), 1906, p. 403.
(29) MINCHIN (E.-A.), 1916, p. 18, 19.

voir fixateur de certains colorants, qui font ressortir en teinte sombre intense ses particules éparses ou agglomérées (fig. 11, A-E).

La nucléine, qui est probablement identique à la chromatine, est une substance albuminoïde complexe, riche en phosphore. La constitution chimique de la chromatine dépasse infiniment en complexité celle de toute forme de matière connue. Comme nous l'avons indiqué plus haut (p. 5), il n'est pas improbable qu'elle contienne des éléments chimiques encore inconnus. D'après les expériences d'Oskar, Gunther et Paula Hertwig (1911-1914), le siège des lésions, qui se produisent dans des cellules exposées à un rayonnement de radium, est essentiellement, sinon exclusivement, dans la chromatine (30).

Ces expériences montrent les propriétés spéciales et distinctes de la constitution chimique de la chromatine.

Le principe, formulé par Cuvier, que le caractère propre de la vie est la conservation de la forme spécifique individuelle, à travers les changements incessants de la matière, acquiert une portée plus large dans la loi de la continuité du plasma germinatif (chromatine), énoncée par Weismann en 1883; car c'est dans la chromatine héréditaire (31) que la forme potentielle est non seulement conservée mais transmise par division cellulaire aux cellules germinatives de toutes les générations présentes et futures.

Dans notre interprétation, la continuité de la vie, depuis son apparition aux temps archéozoïques, serait la continuité des propriétés physicochimiques de la chromatine; le développement de la vie individuelle serait le développement des propriétés corporelles sous l'action directrice de la chromatine; le développement de la vie serait essentiellement l'évolution de la chromatine.

C'est dans la complexité physicochimique presque inconcevable des masses microscopiques de chromatine (32) que la vie offre le contraste le plus frappant avec les phénomènes observés dans le monde inorganique.

(30) RICHARDS (A.), 1915, p. 291.

(31) « Chromatine » et « chromatine héréditaire » sont des termes équivalents à ceux de « plasma germinatif » de Weismann et de « stirpe » de Galton. La chromatine est le *centre visible* du complexe énergétique de l'hérédité, dont la plus grande partie est invisible; quoique se trouvant dans la limite de vision microscopique, elle doit être conçue comme une manifestation grossière du complexe énergétique de l'hérédité, qui est lui-même tout un monde.

(32) Cette conception a été combattue par Y. DELAGE, *L'Hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, Schleicher, 2e édit., 1903, p. 802 et suiv. Elle

Chaque organisme possède sa constante spécifique de masse de chromatine, mais la grandeur de cette constante a peu de rapports avec la taille de l'individu.

Le fait est bien illustré par la comparaison entre le contenu en chromatine du noyau cellulaire du *Trillium*, une plante qui mesure environ 40 centimètres de hauteur, et celui du *Sequoia sempervirens*, l'arbre rouge géant de Californie, qui atteint 60 à 100 mètres (33) et dont l'âge est de plusieurs milliers d'années : la masse de chromatine de la cellule du *Sequoia* est sensiblement moindre que celle du *Trillium*.

Le contenu en chromatine de l'un de ces noyaux est mesuré par la masse des chromosomes qui la composent.

Chez l'Oursin, la dimension du noyau de la cellule germinative, où la chromatine est plus compacte que dans toute autre cellule, a été évaluée à environ un cent-millionième de millimètre cube, soit 10 microns cubes (34). Dans cette petite masse de chromatine, il y a place pour un nombre incalculable d'atomes et d'électrons. Rutherford (35), dans sa première Conférence de Hale, évaluait le diamètre de la sphère d'action de l'atome à environ un cent-millionième de centimètre ou un dix-millionième de millimètre, soit un dix-millième de micron. La masse des électrons libérés des atomes est le dix-huit centième de la masse de l'atome d'hydrogène, le plus petit des atomes que l'on connaisse ; son volume serait ainsi au plus de l'ordre de $\frac{1}{1800}\ 10^{-12}\ \mu^3$ (36).

est liée à la théorie préformationniste, qui n'est qu'une hypothèse. Quant à la nature chimique de la chromatine, terme d'histologie, voir plus haut, p. XXI, note 6. L'état de la question des relations entre le protoplasme et le noyau est résumé par E. Rabaud, dans *Éléments de biologie générale*, p. 41-46. (*Note du traducteur.*)

(33) Jepson (Willis Linn), 1911, p. 23.

(34) Wilson (E.-B.), lettre du 28 juin 1916.

(35) Il est nécessaire, observe Rutherford, d'être circonspect lorsqu'on parle du diamètre d'un atome, car la masse de l'atome n'occupe pas, à beaucoup près, tout le volume dans lequel les forces atomiques restent appréciables. L'atome d'hydrogène, qui est le plus léger qui soit connu, a un diamètre d'environ un cent-millionième de centimètre ; mais la masse des électrons (particules chargées négativement) est la dix-huit centième partie de celle de l'atome d'hydrogène... Ces électrons se déplacent avec l'énorme vitesse de 16 à 160 kilomètres par seconde... Les particules alpha détachent des molécules neutres un grand nombre de particules chargées négativement qu'on appelle des ions. L'ionisation due à ces particules alpha est mesurable... Dans la phosphorescence de l'émanation pure du radium, les atomes projettent des particules alpha à la vitesse de 16 kilomètres par seconde, à raison de 5 billions de particules par seconde. Rutherford (Sir Ernest), 1915, p. 113, 128.

(36) Sur ces dimensions de l'atome, les travaux sont très nombreux ; voir surtout J. Perrin, *Les atomes*, Alcan, 1913, et *Les preuves de la réalité moléculaire*, dans

Ces chiffres nous aident à concevoir la chromatine comme un microcosme, constitué par un nombre presque illimité de particules en interactions mutuelles.

Mais, si nous savons que la chromatine héréditaire est le fondement de l'hérédité et comme le génie qui préside au développement de tout l'organisme, il nous est impossible de concevoir d'aucune façon comment la parcelle de chromatine de la cellule germinative commande les destinées du *Sequoia gigantea* et gouverne toutes les lois de son être à travers sa longue vie de 5 000 années. Le tronc de cet arbre géant, qui est l'être le plus enorme et le plus vieux que l'on connaisse, présente encore les signes d'une régénération active de son écorce et de ses couches ligneuses, qui répare les cicatrices produites par un incendie datant de plusieurs siècles. Cette régénération est attribuable à l'action directrice de la chromatine héréditaire sur chacune des cellules vivantes dont ses tissus sont composés (37).

Nous ne sommes pas certains, dans l'état actuel de nos connaissances, que les cellules germinatives répondent aux actions, réactions et interactions des cellules somatiques et à celles du milieu vivant et physique environnant et qu'elles puissent acquérir ainsi de nouveaux caractères d'adaptation (38), en d'autres termes qu'il existe une interaction *spécifique* entre les cellules germinatives et les cellules somatiques, par l'intermédiaire d'un système infiniment complexe de véhicules chimiques ou d'autres agents catalytiques (voir plus haut, p. 68).

Nous devons cependant, dans notre revue de l'évolution de la vie sur la terre, avoir constamment présent à l'esprit le principe biologique fondamental (39), d'après lequel les causes de l'évolution résident dans quatre complexes d'énergie :

Les Idées modernes sur la constitution de la matière, Gauthier-Villars, 1913 ; et plus haut, p. IX, note 2. (*Note du traducteur.*)

(37) C'est là une hypothèse, qui n'est pas prouvée. Il semble au contraire, d'après des travaux récents, que la cicatrisation, étant activée par les actions extérieures, n'est pas un phénomène d'hérédité, mais un phénomène d'épigenèse. Voir P. LECOMTE DU NOÜY, *Application des méthodes de mesure et de calcul à un phénomène biologique : la cicatrisation*, Gauthier-Villars, 1917, et les travaux de A. CARREL et et P. LECOMTE DU NOÜY dans *The Journal of experimental medicine*, nov. 1916-avril 1919. (*Note du traducteur.*)

(38) WILSON (E. B.), 1906, p. 434.

(39) OSBORN (H. F.), 1912, 2.

1. Les énergies physicochimiques du milieu physique ;

2. Les énergiesphysicochimiques du développement individuel de l'organisme, de son protoplasme, qui dans chaque cellule sont commandées et dirigées par la chromatine ;

3. Les énergies physicochimiques de la chromatine héréditaire, qui est constamment accrue par l'addition de nouveaux pouvoirs ;

4. Les énergiques physicochimiques du milieu vivant, depuis les organismes chimiques protocellulaires, les organismes intermédiaires, tels que les Bactéries, jusqu'aux organismes cellulaires et pluricellulaires des plantes et des animaux supérieurs.

Sélection et élimination. Concurrence incessante, sélection, externe et interne (Roux), élimination, s'excerçant entre toutes les parties de l'organisme dans leur chromatine, dans leur protoplasme et dans leurs actions, réactions et interactions avec le milieu physique et vivant environnant.

LA CHLOROPHYLLE DES PLANTES ET L'ENERGIE DE LA LUMIÈRE SOLAIRE

Nous avons décrit, dans le chapitre II, la découverte faite par Lavoisier (40) de l'emprunt d'énergie chimique par les plantes à la lumière solaire. De même que la Bactérie s'empare de l'énergie de la lithosphère et de l'hydrosphère, la chlorophylle, agent de liaison entre la vie des plantes et l'atmosphère, sépare le carbone de son composé oxygéné et l'emmagasine. Cette utilisation de l'énergie lumineuse solaire par la chlorophylle des Algues constitue, après la phase bactérienne, la deuxième grande phase de l'évolution de la vie. La fixation du carbone atmosphérique, source principale d'énergie chez les végétaux, a toujours lieu en présence de la lumière solaire ; tandis que la fixation de l'azote et plus rarement du carbone par les Bactéries, dont ces métalloïdes sont les éléments d'énergie essentiels, se produit par rupture moléculaire, sous l'action de la chaleur, mais sans l'aide de la lumière solaire.

L'existence de tissus végétaux fossiles et métamorphisés démontre que la chlorophylle est également extrêmement ancienne. Des graphites, constitués sans doute par des tissus végétaux fossiles, existent à la base des roches archéennes, dans les couches de Grenville et dans les Adirondacks (41).

(40) Voir note 44, p. 51. (*Note du traducteur.*)
(41) Pirsson (Louis-V.) et Schuchert (Charles), 1915, p. 545.

Les sédiments métamorphisés les plus anciens sont composés principalement de schistes contenant du carbone, qui ont pu être déposés par des plantes.

Des découvertes récentes nous permettent de suivre en détail le mécanisme physicochimique de la transformation et de l'emmagasinement d'énergie, que Lavoisier avait aperçus.

Comme réservoir d'énergie vitale libérée par oxydation, l'hydrogène l'emporte sur tous les autres éléments par la chaleur qu'il dégage : 34,5 calories par gramme, alors que le carbone n'en dégage que 8,1 (42). Puisque les hydrates de carbone constituent le magasin essentiel d'énergie du monde végétal et animal tout entier (43), il convient d'examiner ce mécanisme plus attentivement que nous ne l'avons fait plus haut (p. 52). Les résultats des recherches les plus récentes ont été exposés par Wager (44) :

« Tous les organismes des plantes répondent à l'action directrice de la lumière en prenant une inclinaison, qui les place soit dans le prolongement des rayons lumineux, comme dans les semis de gazon, soit perpendiculairement à ces rayons, comme dans le cas ordinaire des feuilles. Une partie de la lumière, qui tombe sur une feuille verte, est réfléchie, une autre est réfractée, une autre enfin est absorbée. La lumière réfléchie et réfractée donne à la feuille sa couleur verte ; la lumière absorbée, qui consiste en certaines radiations rouges, bleues et violettes, est la source de l'énergie qui permet à la plante d'accomplir ses fonctions.

« L'extrême complexité moléculaire de la chlorophylle a été récemment mise en lumière par les recherches de Willstätter et de ses élèves; Usher, Priestley et d'autres nous ont partiellement montré ce qui se passe dans la chlorophylle, quand elle est soumise à l'action de la lumière; nous commençons à nous rendre plus complètement compte du système extrêmement complexe de sensibilité à la lumière que constitue la chlorophylle et de ce qui reste à faire pour décrire avec quelque certitude les modifications qui s'y produisent lorsqu'elle absorbe l'énergie lumineuse. Mais les données que nous fournit l'action de la lumière sur d'autres composés organisés, notamment sur ceux qui, à l'instar de la chlorophylle,

(42) Henderson (Lawrence-J.), 1913, p. 245
(43) Moore (F.-J.), 1915, p. 213.
(44) Wager (Harold), 1915, p. 468.

sont fluorescents, et certaines théories de la physique moderne (d'après lesquels le premier stade de toute réaction photochimique consiste en la séparation partielle ou complète d'électrons négatifs sous l'influence de la lumière) nous amènent à supposer que l'énergie rayonnante absorbée par la chlorophylle est transformée en énergie de particules électriques et que cette transformation détermine toute une série de réactions chimiques, ayant pour effet de construire des édifices moléculaires organiques complexes, qui sont les produits ultimes de l'activité de la plante. »

La chlorophylle absorbe surtout les radiations comprises entre les raies B et C du spectre solaire (45), radiations qui possèdent la plus grande intensité. L'action des radiations comprises entre les raies D et E est la plus faible ; les radiations situées au delà de la raie F redeviennent efficaces. Alors que, dans les Bactéries primitives, l'azote est prédominant, c'est surtout le carbone, l'hydrogène et l'oxygène qui sont les éléments principaux des tissus chlorophylliens des plantes, dont la substance essentielle est la cellulose ($C^6H^{10}0^5$) (46); ces tissus contiennent cependant, dans certains cas, de petites quantités d'azote et d'éléments minéraux : potassium, magnésium, phosphore, soufre et manganèse.

La vie des Algues chlorophylliennes est ainsi en contraste avec celle des Bactéries, dont la fonction primordiale est de capter l'azote.

ÉVOLUTION DES ALGUES

Les végétaux les plus proches des Bactéries dans leur structure sont les *Cyanophyceæ*, qu'on trouve presque partout dans les eaux douces et salées et même dans les sources chaudes, ainsi que dans les terrains humides, dans les roches, dans les écorces d'arbres. La couleur caractéristique de la mer Rouge est due à une forme libre flottante d'Algues de même famille, qui sont rouges. Contrairement à celui des véritables Algues, le noyau cellulaire des *Cyanophyceæ* n'est généralement pas nettement délimité par une membrane et, quoiqu'on y trouve de la chlorophylle, elle ne s'y présente pas en

(45) Loeb (Jacques), 1906, p. 115.
(46) Pirsson (Louis-V.) et Schuchert (Charles), 1915, p. 164.
La composition de la cellulose est classique ; voir notamment E. Lambling, *Précis de biochimie*, Masson, 2e éd., p. 532-533. (*Note du traducteur.*)

masse distincte. Dans les *Cyanophyceæ* unicellulaires les plus primitives, le seul mode de reproduction est la bipartition, une cellule se divisant simplement en deux autres. Dans certaines formes plus élevées, où l'on distingue des groupes de cellules différenciées et qu'on peut considérer comme des individus pluricellulaires, la reproduction s'effectue par l'action de cellules spécialisées, les spores. Aucun indice de reproduction sexuelle n'a été observé jusqu'ici chez les *Cyanophyceæ*. Les dépôts concrétionnés des sources chaudes et des geysers dans le Yellowstone Park sont attribués à leur présence (47) (voir Appendice, note II).

Avec l'apparition des véritables Algues, le rôle de la vie dans la formation de la terre devient encore plus manifeste et

(47) COULTER (John-Merle), 1910, p. 10-14.

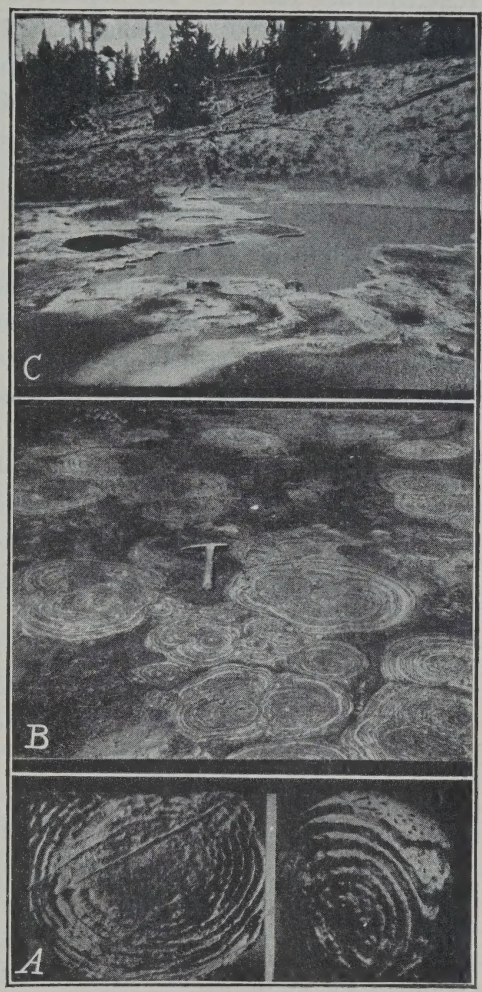


FIG. 12. — Algues fossiles et Algues actuelles.

A. — *Algues fossiles*, Newlandia concentrica, Newlandia frondosa *du Belt algonkien de la série de Montana. D'après* WALCOTT.

B. — *Algues calcaires fossiles*, Cryptozoon proliferum *de Hall, du banc des Cryptozoons dans Lester Park, près des sources du Saratoga, N. Y. Ces Algues, qui sont parmi les plus anciennes plantes de la terre, poussaient en forme de têtes de choux dans le fond de l'ancienne mer cambrienne et accumulaient du calcaire dans leurs tissus. Le banc a été raboté par l'action d'un grand glacier, qui a provoqué dans les végétaux des coupes, faisant apparaître leur structure concentrique interne. Photographie de* H.-P. CUSHING.

C. — *Une colonie d'Algues des* pools (*bassins*), *près du Grand Geyser, dans le Yellowstone Park. D'après* WALCOTT.

peu de découvertes géologiques modernes sont aussi importantes que celle de cette fonction constructrice des Algues. Lyell l'avait remarqué dès 1831. On sait aujourd'hui qu'il existe des formations géologiques, où les Algues sont, parmi les divers organismes inférieurs, ceux qui ont joué le rôle le plus important dans la construction du sol. F.-W. Clarke et W.-C. Wheeler, dans un ouvrage qui paraîtra incessamment, s'expliquent ainsi sur l'activité constructrice des Algues :

« Les Algues chlorophylliennes sont des agents très importants de la formation des récifs... Dans de nombreux cas, leur importance est très supérieure à celle des Coraux ; elle a grandement attiré l'attention depuis quelques années. Dans l'îlot de Corail de Funafuti, par exemple, les Algues *Lithothamnium* et *Halimeda* sont au premier et au second rang, puis viennent les Foraminifères et en quatrième lieu les Coraux. »

Aux Algues est probablement attribuable la formation de très anciens calcaires; ceux des couches de Grenville, à la base même du Précambrien, paraissent remonter à plus de 60 millions d'années. Les Algues de l'époque algonkienne (48), qui est relativement plus récente, ont concouru avec les Bactéries calcaires à développer les calcaires du massif des Tetons. Clarke observe : « Nous commençons à voir d'où viennent les carbonates de calcium et de magnésium et les Algues ont joué un rôle essentiel dans leur formation. »

Certains représentants des *Rhodophyceæ* produisent jusqu'à 87 p. 100 de carbonate de calcium et 27 p. 100 de carbonate de magnésium dans les formations géologiques de ces sels. Certaines espèces d'*Halimeda*, Algues calcaires appartenant à la classe très différente des *Chlorophyceæ*, sont des agents importants de construction de récifs et de terrains, mais ne jouent presque aucun rôle dans la formation des sels de magnésium (49).

Les couches de Grenville, à la base du Paléozoïque, sont essentiellement calcaires. Elles ont une épaisseur de près de 30 kilomètres, dont plus de la moitié est calcaire (50).

Il est donc probable que ces Algues minuscules pullulaient à la

(48) Walcott (Charles-D.), 1914.
(49) Howe (M.-A.), lettre du 24 février 1916.
(50) Pirsson (Louis-V.) et Schuchert (Charles), 1915, p. 545, 546.

surface des océans primitifs et servaient de réservoir d'alimentation pour les Protozoaires flottants. Mais il est très important de remarquer que, si la vie des Algues est absolument liée au phosphore et à d'autres éléments chimiques marins, elle ne dépend pas moins de l'azote, qui est également d'origine terrestre et bactérienne ; car, là où les Bactéries dénitrifiantes dépouillent l'eau de mer de son azote, les Algues sont beaucoup moins nombreuses (51). La silice, quoique minérale, est aussi un constituant de l'eau de mer de provenance terrestre et représente l'élément principal du squelette des Diatomées, plantes microscopiques flottantes, caractéristiques des mers plus froides, qui forment la vase des fonds marins.

COMPARAISONS PHYSICOCHIMIQUES ENTRE L'ÉVOLUTION VÉGÉTALE ET L'ÉVOLUTION ANIMALE

Au cours de leur évolution, malgré la spécialisation et la différenciation continues qu'elles présentent dans leurs modes d'utilisation de l'énergie, les plantes peuvent ne pas dépasser le stade des Bactéries et des Algues, sauf dans les formes parasites qui se nourrissent à la fois de composés végétaux et animaux. En empruntant de l'énergie au sol, les plantes continuent à dépendre étroitement des Bactéries, parce qu'elles empruntent leur azote aux azotates engendrés par ces organismes et absorbés avec de l'eau par les racines.

Lorsqu'elles s'épanouissent dans l'atmosphère et à la lumière solaire, leur organisme chlorophyllien se différencie en une merveilleuse variété de formes foliées, supportées par des tiges et des branches, qui aboutissent à la formation de tissus ligneux et couvrent la terre d'un manteau de forêts. La spécialisation des feuilles développe les fleurs, qui sont en connexion avec les cellules sexuelles ; une série étonnante de relations et d'équilibres s'établit avec le milieu environnant, avec le monde des Insectes, puis avec celui des Oiseaux.

Les grandes lignes de la progression et de la classification végétales sont fondées par les paléobotanistes : 1° sur l'évolution de la structure, dont les adaptations ont presque invariablement pour objet de maintenir les organes chlorophylliens au contact de la

(51) *Ibid.*, p. 104.

lumière solaire (52) sous l'action de la concurrence des plantes entre elles ; 2° sur l'évolution des organes reproducteurs, qui passent du stade primitif des spores aux formes variées de la sexualité, pour aboutir au mécanisme des graines et à la prédominance des sporophytes (53). Un caractère frappant du monde végétal est que sa capacité de mouvement évolue surtout en fonction de son activité reproductrice et notamment de la mobilité des cellules sexuelles. On assiste en effet au développement d'une grande variété d'organes migrateurs, à l'état de graines et d'embryons, où les germes sexuels porteurs de chromatine sont mécaniquement mis en mouvement dans l'atmosphère et dans l'eau. Sauf dans ce cas, le mouvement des plantes est presque exclusivement lié au mouvement de l'atmosphère et des animaux auxquels les plantes s'attachent ; celui-ci entraîne la migration de leurs cellules sexuelles, de leurs embryons et de leurs formes adultes dans un milieu environnant favorable. A cet égard comme à celui des sources d'énergie, qui diffèrent dans les plantes et les animaux, le monde des plantes présente le contraste le plus net avec le monde des animaux.

En l'absence de système nerveux, les importantes actions et réactions des plantes aux excitations du milieu extérieur sont exclusivement de nature humorale. Les interactions entre les divers tissus, qui deviennent extrêmement complexes dans les formes supérieures et de dimensions plus grandes, sont probablement effectuées par la catalyse et par la circulation de véhicules chimiques analogues aux enzymes, aux hormones (accélérateurs) et aux chalones (retardateurs) de la circulation animale. C'est un caractère remarquable du développement et de l'évolution des végétaux que, malgré l'absence complète de cet agent de coordination qu'est le système nerveux, toutes les parties de la plante se maintiennent en parfaite corrélation. Ce fait corrobore la découverte récente du rôle important des agents catalyseurs dans la coordination des organes et des tissus des animaux, qui était attribuée auparavant au système nerveux.

Dans toute l'évolution des plantes, la distinction fondamentale entre la chromatine héréditaire et le protoplasme somatique se poursuit exactement comme chez les animaux.

(52) WAGER (Harold), 1915, p. 168.
(53) HOWE (M.-A.).

Il semble résulter des recherches de de Vries (54) et d'autres botanistes que les modifications brusques dans la structure et les fonctions végétales, dénommées *mutations de de Vries* (55), sont plus fréquentes et plus générales chez les plantes que chez les animaux.

Ces mutations sont attribuables à des modifications de la constitution moléculaire ou atomique de la chromatine héréditaire ou à des modifications dans la nature de l'énergie fournie à la chromatine pendant le développement du germe. La sensibilité aux réactions biochimiques du milieu physique environnant s'explique mieux *a priori* dans les organismes végétaux, qui tirent directement leur énergie de composés inorganiques en transformation chimique perpétuelle sous l'influence hygrométrique, calorifique et chimique du milieu, que dans les organismes des animaux, qui se nourrissent de composés déjà élaborés par les plantes et dont les caractères chimiques sont relativement similaires et stables.

C'est pourquoi une plante changée de milieu peut présenter des variations beaucoup plus soudaines et plus radicales qu'un animal. Ses sources d'énergie sont profondément modifiées, tandis que celles des animaux le sont beaucoup moins dans un milieu nouveau. La grande variété chimique de ces sources présente un contraste frappant avec l'uniformité relative des sources d'énergie animale, qui sont essentiellement constituées par les amidons, les sucres et les protéines formées par les plantes.

Au point de vue de l'*origine des caractères* et de l'apparition de caractères nouveaux, les plantes peuvent, plus fréquemment que les animaux, présenter des changements brusques de forme et de fonction, conformément à l'hypothèse des mutations de de Vries. Au point de vue de la *coordination des caractères*, ou des relations coordonnées entre les diverses parties de l'organisme, les plantes ne sont inférieures aux animaux que par leur dépendance exclusive des véhicules chimiques catalyseurs, alors que les caractères des animaux sont coordonnés à la fois par les véhicules chimiques et par le système nerveux.

Au point de vue de la *vitesse* des modifications dans le développement individuel (ontogenèse) et dans l'évolution de l'espèce

(54) De Vries (Hugo), 1901, 1903, 1905.
(55) Pour les distinguer des *mutations de* Waagen, voir plus bas, p. 124.

(phylogenèse), les plantes se rapprochent beaucoup des animaux. Chez les uns et les autres, certains caractères *évoluent* plus ou moins rapidement que d'autres aux diverses époques géologiques, ils se *développent* plus ou moins rapidement au cours de la croissance individuelle. Ces phénomènes peuvent être désignés par les termes de *mouvement* ou *vitesse* des caractères.

Cette vitesse relative des changements des caractères dans le développement individuel et dans l'évolution de l'espèce, est une des lois les plus obscures et les plus difficiles à comprendre dans l'ordre des faits biologiques. Certains caractères se précipitent et apparaissent dans des stades de plus en plus précoces du développement individuel (loi d'accélération de Hyatt), alors que d'autres sont retenus et n'apparaissent que de plus en plus tard (loi de ralentissement de Hyatt). Osborn a aussi appelé l'attention sur le fait que les caractères courants ont des « vitesses » différentes dans des lignées parallèles, un caractère pouvant évoluer très rapidement dans l'une des lignées et très lentement dans une autre. C'est par excellence un phénomène inhérent à la chromatine héréditaire, quoiqu'il apparaisse dans la substance protoplasmique. On en trouve l'illustration dans les observations récentes de Coulter sur la durée relative qu'exigent, pour prendre naissance, les archégones de deux grands groupes de Gymnospermes (plantes à ovules découverts) : les Cycadées (*Cycas*, etc...) et les Conifères (Pins, Sapins). Chez les Cycadées, qui sont confinées dans les climats chauds, le retard dans l'apparition de l'archégone est persistant. Chez les Conifères, qui sont adaptés à des climats froids et à des saisons reproductives courtes, l'archégone apparaît dès le premier stade embryonnaire. Dans les plantes à fleurs (Angiospermes), dont la période de reproduction est courte, l'avance dans l'apparition de l'archégone continue jusqu'au troisième stade cellulaire de l'embryon. Ce n'est là qu'un exemple parmi cent autres pour montrer que la « vitesse » des caractères dans les plantes suit exactement les mêmes lois que chez les animaux : les caractères sont accélérés ou ralentis dans l'évolution de l'espèce et de l'individu par l'adaptation au milieu et par les besoins individuels de l'organisme.

Nous verrons une très belle illustration de cette loi chez les Mammifères, où deux caractères concomitants présentent, l'un, de l'inertie et l'autre, de la motricité.

On est porté à conjecturer que cette vitesse des caractères, dans le développement individuel et dans l'évolution, est elle aussi un phénomène chimique, qui est en relation avec des véhicules physicochimiques circulant dans l'organisme.

DEUXIÈME PARTIE

L'ÉVOLUTION DE LA FORME ANIMALE

CHAPITRE IV

LES ORIGINES DE LA VIE ET DE LA FORME ANIMALE DANS L'ÉVOLUTION DES INVERTÉBRÉS (1)

Évolution des animaux unicellulaires (Protozoaires), p. 100. — Évolution des animaux pluricellulaires (Métazoaires), p. 106. — Formes précambriennes et cambriennes des Invertébrés, p. 106. — Réactions aux changements du climat et des autres conditions environnantes aux époques géologiques, p. 121. — Les mutations de Waagen, p. 124.

Un caractère biochimique primordial de la vie animale est qu'elle ne dérive pas directement son énergie, comme le font les Bactéries les plus primitives, de l'eau, de la terre et de la chaleur terrestre et solaire ; elle ne la dérive pas non plus du soleil, comme les plantes chlorophylliennes ; elle l'emprunte aux réserves, que constitue le monde bactérien et végétal. Toute la vie animale est dans sa dépendance de la vie des Bactéries et des plantes.

(1) Voir sur ce chapitre : *Paléontologie française*, 1re série : *Animaux fossiles*, 20 vol., Masson, grande publication commencée par D'ORBIGNY et continuée par une réunion de patéontologues ; A. GAUDRY, *Les enchaînements du monde animal*, t. I et II, Masson, 1878, 1883, *Essai de paléontologie philosophique*, Masson, 1896 ; Edm. PERRIER, *Traité de zoologie*, fasc. I-V, Masson, *Les colonies animales et la formation des organismes*, 2e édit., Masson, 1908 ; Y. DELAGE et E. HÉROUARD, *Traité de zoologie concrète*, t. I-VII, Schleicher ; Remy PERRIER, *Cours élémentaire de zoologie*, Masson, 7e édit., 1920 ; E. HAUG, *Traité de géologie*, Colin, 1911 ; L. CUÉNOT, *Les moyens de défense dans la série animale*, Gauthier-Villars et Masson ; Fr. HOUSSAY, *La forme et la vie, essai de la méthode mécanique en zoologie*, Schleicher, 1900 ; M. BOULE, *Conférences de paléontologie*, Masson, 2e éd., 1910, *La paléontologie zoologique*, dans *La science française*, t. I, Larousse, 1915, avec bibliographie ; Ed. PERRIER, *La Terre avant l'histoire*, La Renaissance du livre, 1920. (*Note du traducteur.*)

Beaucoup d'animaux unicellulaires paraissent être directement en action réciproque avec le milieu inorganique et vivant, comme le sont les Bactéries et les plantes, leur protoplasme étant relativement très simple. Nous ne savons pas dans quelle mesure ces échanges intéressent le protoplasme seul ou le protoplasme et la chromatine héréditaire. Il semble que, même à ce stade très primitif de l'évolution, le protoplasme seul soit sensible aux changements du milieu, la chromatine héréditaire restant relativement réfractaire, stable et aussi capable de conserver et de reproduire les caractères spécifiques héréditaires que dans les animaux pluricellulaires, où elle est profondément enfouie dans les tissus, loin de toute action directe extérieure.

ÉVOLUTION DES ANIMAUX UNICELLULAIRES (PROTOZOAIRES)

Nous n'avons aucune idée de l'époque où les premiers animaux unicellulaires, les Protozoaires, apparurent. Puisqu'ils se nourrissent directement de Bactéries, il est possible qu'ils aient pris naissance pendant la période bactérienne ; à l'heure actuelle, ils constituent l'un des facteurs de limitation de l'activité bactérienne dans le sol et l'on pense même (2) qu'ils ont une action inhibitrice sur la fertilité du sol par leur consommation de Bactéries nitrifiantes.

Il se peut aussi qu'ils aient apparu à l'époque des Algues ou après la formation des végétaux chlorophylliens, qui constituent dans les temps actuels le réservoir nutritif essentiel des Bactéries libres, flottantes et nageantes. Un grand nombre de Flagellés primitifs, vivant sur les substances en décomposition (saprophytiques), ne se nourrissent que de protéines dissoutes (3).

Après leur mode parasitique d'emprunt d'énergie, un autre caractère essentiel des formes même les plus primitives de la vie animale, à l'état embryonnaire comme à l'état adulte, est leur capacité de locomotion. Les réactions à la lumière solaire, l'héliotropisme (attraction par la lumière solaire), se manifestent dès les premiers stades

(2) Russell (Edward-John) et Hutchinson (Henry-Brogham), 1909, p 118 ; 1913, p. 191, 219.
(3) Calkins (Gary-N.).

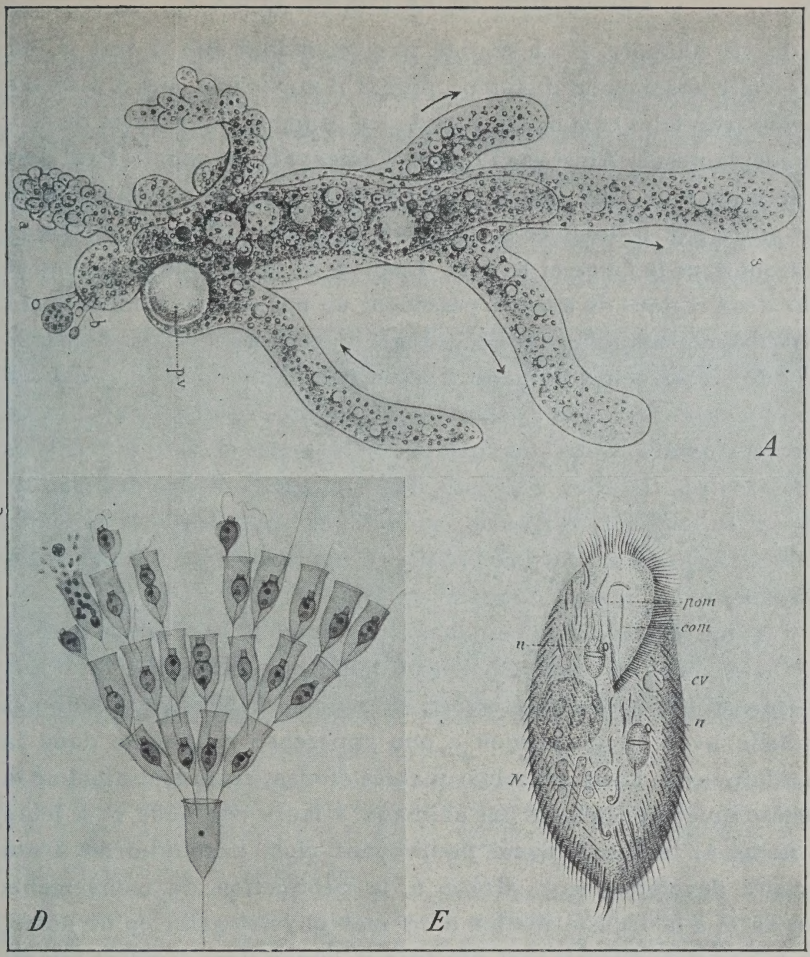


FIG. 13. — Formes typiques de Protozoaires (organismes unicellulaires).

A. — Amœba proteus, *organisme gélatineux sans membrane, l'une des plus simples formes animales connues : elle change continuellement sa forme, en lançant ou rétractant des appendices en forme de lobes, les pseudopodes, élongations temporaires du corps cellulaire en vue de la locomotion ou de la préhension de la nourriture. Toute partie du corps peut servir à l'ingestion des aliments, qui est effectuée par une simple extension du corps entourant l'aliment. Grossi 200 fois. D'après* LEIDY.

D. — *Colonie de Flagellés* Mastigophora, *montrant une série d'individus aux divers stades de leur développement. Ils sont caractérisés par des appendices en forme de fouet, qui servent surtout à la locomotion. Contrairement aux Amibes, un grand nombre de Flagellés ont une forme bien définie et caractéristique et l'ingestion de la nourriture est limitée à une région déterminée de leur corps. Grossi 285 fois. Photographie d'après un modèle du Musée américain.*

E. — *Cilié typique, l'une des formes les plus élevées de Protozoaires, qui est caractérisée par une multitude de cils, en forme de poils, distribués sur tout ou partie du corps et servant à la locomotion ou à la préhension de la nourriture. Dans certains cas, ces cils sont groupés ou spécialisés pour d'autres buts. D'après* BUTSCHLI. *Grossi 180 fois.*

de la vie animale. Il ne semble pas cependant que ce soit là un caractère absolument distinctif, puisqu'il appartient déjà à diverses formes végétales comme les spores, les gamètes, les germes de certaines plantes (4). Ainsi que Loeb et Wastenys l'ont rappelé, Paul Bert a découvert, en 1869, que le petit Crustacé (Entomostracé) *Daphnia* est attiré par la lumière solaire dans la partie visible du spectre et surtout dans le jaune et le vert. Loeb a observé plus précisément que deux régions du spectre possèdent un pouvoir particulièrement efficace d'attraction : le bleu, dans le voisinage de la longueur d'onde 477 μμ, et le vert jaune, à la longueur d'onde 534 μμ, et que ces deux longueurs d'onde agissent sur différents organismes quelle que soit leur nature. C'est ainsi que les raies bleues (477 μμ) attirent les Protozoaires flagellés *Euglena*, les Cœlentérés hydroïdes *Eudendrium* et les semis d'Avoine, tandis que les raies vert jaunâtre (534 μμ) agissent sur les Protozoaires *Chlamydomonas*, les Crustacés *Daphnia* et les larves d'Anatifes.

Ces mouvements héliotropiques sont communs aux végétaux et aux animaux ; mais ceux-ci témoignent d'une plus haute individualité, de plus d'initiative, de pouvoir, d'expérience, de ce que Jennings appelle avec circonspection « une apparence consciente dans la conduite » (5). Dans ses remarquables études, cet auteur attribue la genèse du comportement des animaux à leurs réactions et à leurs « essais », leur organisme pourvoyant ainsi par lui-même à son propre développement. Grâce à la production de mouvements variés et à la transformation d'un état physiologique en un autre, toute une série d'essais sont effectués et, lorsqu'ils se révèlent comme avantageux, les fonctions qui leur correspondent se fixent et deviennent permanentes (6). C'est ainsi que des états sub-psychologiques ont pu évoluer, aboutir à des rudiments de discrimination, de choix, d'attention, de désir de se nourrir, de sensibilité à la douleur et établir les fondements de l'habitude, de la mémoire et de la conscience (7). Ce pouvoir profond et extrêmement ancien de la vie des animaux exerce directement une *influence constructive* sur

(4) Loeb (Jacques) et Wasteneys (Hardolph), 1915, 1, p. 44-47 ; 1915, 2, p. 328-330.
(5) Voir G. Bohn, *La naissance de l'intelligence*, Flammarion, 1910, ch. VII. (*Note du traducteur.*)
(6) Jennings (H.-S.), 1906, p. 318, 319.
(7) *Ibid.*, p. 329-335.

leurs formes, quelle que soit l'hypothèse qu'on adopte sur l'origine de la forme animale, hypothèses de Lamarck et de Darwin, ou hypothèse mixte tenant compte à la fois des deux explications (8). Car le choix, la discrimination, le désir de nourriture et autres pouvoirs psychologiques agissent constamment sur le développement individuel et en commandent le cours; ils commandent les habitudes et les migrations annuelles, qui, à leur tour, influent sur les lois du

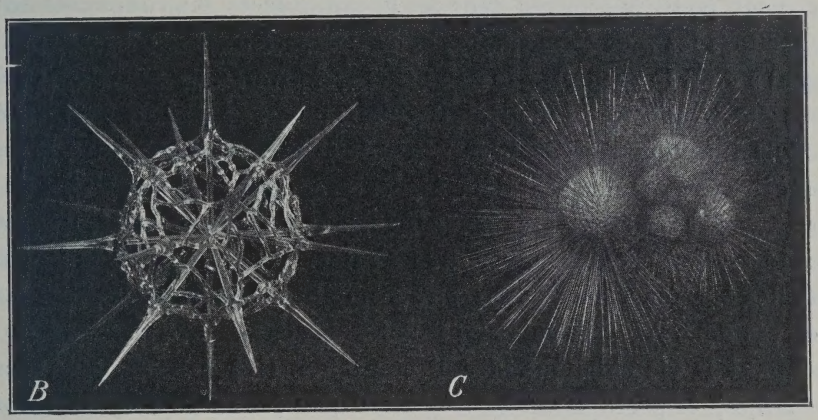


FIG. 14. — Squelettes de Protozoaires typiques.

B. — *Squelette siliceux ou test d'un Radiolaire typique*, Stauraspis stauracantha de Hœckel, *agrandi 170 fois. Par suite de leur nombre considérable, ces squelettes vitreux microscopiques sont un facteur appréciable de la formation du sol. Une partie importante de l'île de Barbades a été formée par cette vase de Radiolaires. Photographie du Muséum américain*

C. — *Squelette ou test d'un Foraminifère typique*, Globigerina bulloïdes *de d'Orbigny, agrandi 30 fois. A mesure que l'animal augmente de dimension, des loges plus grandes viennent s'ajouter successivement et former une agglomération comme celle reproduite sur la figure. Le nom de Foraminifère vise les nombreuses ouvertures minuscules, visibles sur la figure, par où le protoplasme s'épanche au dehors sous la forme de pseudopodes. Photographie du Muséum américain.*

rayonnement adaptatif (9) et de la sélection. Les pouvoirs psychologiques sont ainsi indirectement constructeurs de nouvelles formes et de nouvelles fonctions.

Dans l'évolution des Protozoaires (10), le point de départ est la cellule unique de l'Amibe, consistant en une petite masse de protoplasme, avec un noyau contenant la chromatine héréditaire (fig. 10).

(8) Ces deux explications sont exposées plus bas, p. 130, dans l'Introduction à l'évolution des Vertébrés.

(9) Par *rayonnement adaptatif*, il faut entendre le développement divergent de formes animales ayant même origine ou des origines différentes, dû à l'adaptation du corps à des environnements très différents (Voir p. 143.)

(10) MINCHIN (E.-A.), 1916, p. 277.

De l'Amibe on passe à d'autres Rhizopodes, où le protoplasme se développe considérablement sous forme de masses relativement grosses, sans enveloppe, adaptées à un mode de vie terrestre ou semi-terrestre. Ces masses évoluent en des formes flottantes, spécialisées à l'habitat pélagique, comme les *Foraminifères* et les *Radiolaires*, qui sont protégés par un développement important du squelette (11). Des observateurs (12) moins circonspects que Jennings croient pouvoir trouver dans les Foraminifères les rudiments des fonctions les plus élémentaires et du comportement le plus « intelligent » dont le protoplasme non différencié peut être capable. Dans les *Mastigophores*, Infusoires flagellés, un organe, le *flagellum*, se développe pour la locomotion et la préhension de la nourriture. D'un ancêtre commun se sont détachés les Infusoires *ciliés*, les plus complexes des êtres vivants unicellulaires, organismes complets et indépendants comme les autres Protozoaires, mais spécialisés à toutes les fonctions vitales qu'accomplissent les organismes plus élevés dans l'échelle animale, les organismes pluricellulaires.

Dans la vie chimique des Protozoaires (13) (par exemple des Amibes), le protoplasme est constitué par des substances colloïdes et cristalloïdes de densité différente, en interaction chimique constante.

La vitesse relative de ces réactions est attribuable à des catalyseurs spécifiques, qui commandent chacune des étapes dans la longue chaîne des actions chimiques. Dans les réactions de décomposition (métabolisme destructeur) les sous-produits constituent des poisons pour d'autres organismes, mais jouent aussi un rôle important dans l'activité de l'organisme lui-même, notamment dans la phosphorescence des *Noctiluques*, dans la reproduction et dans la régénération. Puisque la régénération (14) et une nouvelle croissance peuvent se produire dans des portions de cellules artificiellement séparées, où la substance nucléaire (chromatine) paraît absente, il se pourrait que la formation des parties nouvelles fût attribuable à une enzyme spécifique, ou peut-être à quelque substance chimique analogue aux hormones et due à l'interaction du noyau et

(11) *Ibid.*, p. 278.
(12) HERON-ALLEN (Edward), 1915, p. 270.
(13) CALKINS (Gary-N.), 1916, p. 260.
(14) *Ibid.*, p. 261-264, 266.

du protoplasme. On peut également attribuer théoriquement la division cellulaire à l'action d'enzymes ou d'autres agents chimiques formés par l'interaction du noyau et du protoplasme. Le protoplasme est régénéré avec son noyau par la répartition de quantités importantes de nucléo-protéine, substance chimique spécifique de la chromatine.

Le dernier mot sur le rôle joué par la sélection naturelle dans la substance de la chromatine héréditaire a été dit par Jennings (15), qui, après de nombreuses années d'expérimentation, a montré que les caractères congénitaux dus à la chromatine héréditaire sont modifiés par une longue sélection apparente pendant un grand nombre de générations, sous forme de progression lente, alors que ces modifications n'apparaissent pas dans la sélection imparfaite de quelques générations. C'est ainsi sans doute que la nature travaille. Dans le protoplasme du genre des *Difflugia*, les changements héréditaires produits par assimilation sont aussi continus qu'il est possible de les imaginer. On observe aussi des changements plus discontinus ; mais les modifications lentes d'une génération à l'autre sont beaucoup plus fréquentes. On peut se demander si les changements les plus minimes, qui ont l'apparence de la continuité, ne sont pas en réalité des changements discontinus ou des mutations, puisque toutes les transformations chimiques sont discontinues. Jennings pense que toutes les variations héréditaires impliquent une transformation chimique, car il n'y pas un changement de caractère, si minime soit-il, qui ne soit de nature chimique. Dans la molécule organique, si considérable, avec ses milliers de groupements, le simple transfert d'un atome, d'un ion ou peut-être d'un électron est un changement chimique et, dans ce sens, un changement discontinu, quoique ce changement soit au-dessous de notre seuil de perception, même avec les instruments les plus perfectionnés.

Cette interprétation chimique des facteurs de la vie chez les Protozoaires nous permet d'entrevoir comment les lois de la physico-chimie peuvent s'appliquer aux organismes unicellulaires. L'action de ces lois sur les organismes pluricellulaires (Métazoaires), Invertébrés et Vertébrés, est un problème beaucoup plus difficile.

(15) JENNINGS (H.-S.), 1916, p. 522-526.

ÉVOLUTION DES ANIMAUX PLURICELLULAIRES (MÉTAZOAIRES)

Il est possible que pendant la longue période précambrienne, qui, d'après l'épaisseur actuelle des roches précambriennes du Canada, n'est pas évaluée à moins de 30 millions d'années, certains Protozoaires les plus simples aient été l'origine du stade suivant de l'évolution animale, celui des Invertébrés pluricellulaires et de leur radiation terrestre et marine à la surface du globe.

Il est nécessaire d'admettre que les interactions physicochimiques se sont maintenues et sont devenues de plus en plus complexes à mesure que les formes unicellulaires de la vie (Protozoaires) évoluèrent en organismes pluricellulaires (Métazoaires) et que ceux-ci atteignirent le stade à deux feuillets cellulaires (Cœlentérés) et plus tard à trois feuillets.

EMBRANCHEMENTS DES INVERTÉBRÉS FOSSILES

Protozoaires — Spongiaires — Cœlentérés — Molluscoïdes — Échinodermes — Annelés — Arthropodes — Mollusques.

Le métamorphisme des roches précambriennes par la chaleur et la pression a fait disparaître ou a détruit toutes les traces de vie, qui ont été certainement imprimées dans les couches sédimentaires des divers continents et des bassins océaniques. On trouve des preuves indirectes d'une longue évolution dans la grande accumulation de calcaires et les dépôts de fer et de graphite (16), qui, ainsi que nous l'avons déjà remarqué, démontrent l'existence de périodes extrêmement anciennes d'Algues calcaires, de Bactéries ferrugineuses et d'une grande variété de plantes chlorophylliennes. Ces témoignages apparaissent dans les sédiments métamorphisés, qui recouvrent les roches constitutives de la première croûte terrestre.

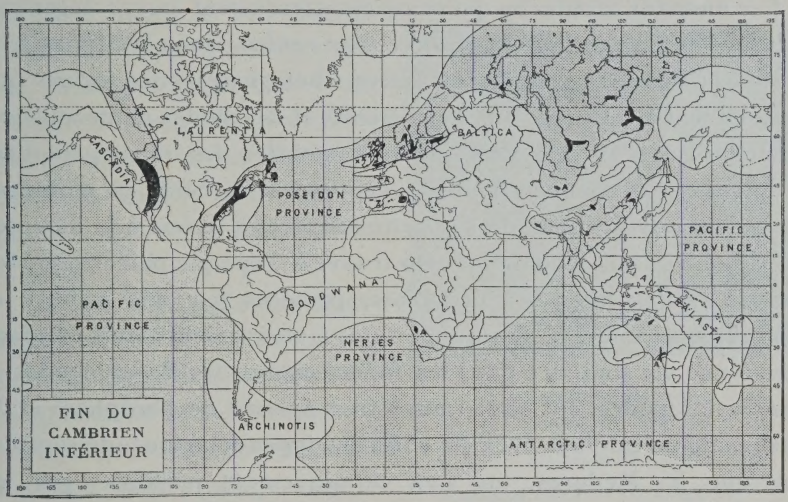
FORMES PRÉCAMBRIENNES ET CAMBRIENNES DES INVERTÉBRÉS

La découverte par Walcott (17) d'un monde hautement spécialisé

(16) BARREL (Joseph). Voir PIRSSON (Louis-V.) et SCHUCHERT (Charles), 1915, p. 547.
(17) WALCOTT (Charles-D.), 1911, 1912.

et diversifié de vie invertébrée dans les mers du Cambrien moyen confirme pleinement la prophétie faite par Charles Darwin, en 1859 (18), sur la longue durée nécessaire pour l'évolution, à l'époque cambrienne, des formes vivantes spécialisées.

Dans le Cambrien moyen, l'expansion des Invertébrés et leur adaptation aux divers milieux — eaux océaniques, lignes des côtes, environnement littoral et pélagique des mers — paraissent avoir été



PALÉOGÉOGRAPHIE. — Fin du Cambrien inférieur (Waucobien ou à *Olenellus*). D'après SCHUCHERT, avril 1916.

FIG. 15. — Schéma du monde à la fin du Cambrien inférieur.

Cette période est celle de la première faune marine qui soit bien connue et où prédominent les Trilobites et les Brachiopodes. Aucune forme de vie continentale n'y est connue. Le climat paraît avoir été chaud et uniforme sur toute la terre. D'après SCHUCHERT.

soumises à des principes mécaniques et chimiques, qui sont essentiellement analogues à ceux observés chez les Protozoaires, mais qui ont été répartis dans des myriades de cellules, dans des tissus et des organes complexes, au lieu d'être limités aux cellules uniques des organismes unicellulaires ciliés ou flagellés. Les principales fonctions supérieures, qui se sont ainsi développées et qui témoignent d'un système plus compliqué d'interactions, sont (19) :

1° Une locomotion plus efficace pour la recherche et la préhension

(18) DARWIN (Charles), 1859, p. 306, 307.

(19) Voir L. CUÉNOT, *Les moyens de défense dans la série animale*, s. d., Gauthier-Villars et Masson. (*Note du traducteur.*)

de la nourriture et pour la fuite, qui a produit dans certains cas des squelettes de divers types ;

2° L'évolution d'armes ou d'une armure offensive et défensive avec les structures correspondantes ;

3° Divers procédés chimiques d'attaque et de défense ;

4° Des modes de protection et de dissimulation par enfouissement (20).

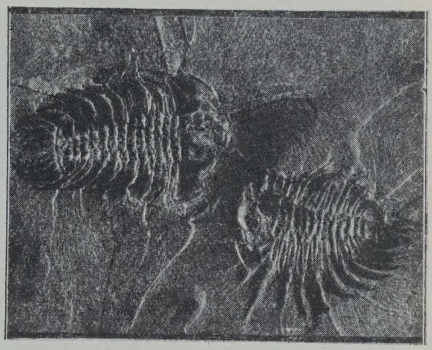
Les animaux sessiles ou qui se meuvent lentement sont protégés par des revêtements épais. On observe, par contre, dans des types très mobiles (comme les *Sagitta* et autres Chétognates), des formes qui ressemblent à celles de nos sous-marins et des modes de propulsion analogues à ceux des Poissons très mobiles les plus primitifs. D'autres types, comme les Crustacés, dont la mobilité est moindre, possèdent des portions de squelette adaptées à la fois à la défense, à l'attaque et à la locomotion. On trouve à l'époque paléozoïque les formes peu mobiles des Trilobites, protégés par une armure et vivant dans les fonds. D'autres formes à mouvements lents et adaptées à une vie similaire dans les fonds, comme les Brachiopodes et les Gastéropodes, ont une armure très épaisse de phosphate et de carbonate de calcium. Il existe enfin des types pélagiques de surface, tels que les Méduses, qui sont chimiquement protégées par les sécrétions vénéneuses de leurs tests. Cette vie si diversifiée du Cambrien moyen démontre abondamment que, dès l'époque précambrienne, certains Invertébrés avaient déjà passé par les premiers, les seconds et même les troisièmes stades morphologiques d'adaptation à des milieux différents.

La première donnée que nous ayons sur ces adaptations extrêmement anciennes remonte au Précambrien et nous a été fournie par la découverte que Walcott (21) a faite, dans les couches de Greyson du Belt algonkien, de fragments d'un fossile problématique, *Beltina danai*, qu'il classe parmi les Mérostomacés, dans le voisinage des Euryptérides, et qui témoigne que les Euryptérides, ou des formes ancestrales des Trilobites et des Euryptérides, existaient probablement à l'époque précambrienne. Une expansion plus étendue de la vie invertébrée est représentée, dans le Cambrien inférieur, par

(20) MINER (R.-W.).

(21) WALCOTT (Charles-D.), 1899, p. 235-244. L. Cayeux a découvert des vestiges de faune marine dans le Précambrien (Algonkien) de France et de la région des grands lacs américains. (*Note du traducteur.*)

l'*Olenellus*. Ce Trilobite appartient à une phase déjà complète de l'évolution et constitue l'évolution la plus élevée des Trilobites. Ceux-ci sont des fossiles admirablement conservés, grâce à leur épaisse armure chitineuse, qui les a protégés, tout en leur assurant une grande liberté de mouvements. La parenté des Trilobites avec les autres Invertébrés est un problème qui a été longtemps discuté ; mais la découverte de la surface ventrale et des appendices du *Neolenus serratus* (fig. 16), dans le Cambrien moyen, porte à ranger les Trilobites dans une sous-classe de Crustacés, possédant des affinités avec les Phyllopodes, qui nagent librement et pullulent à la surface des océans actuels.



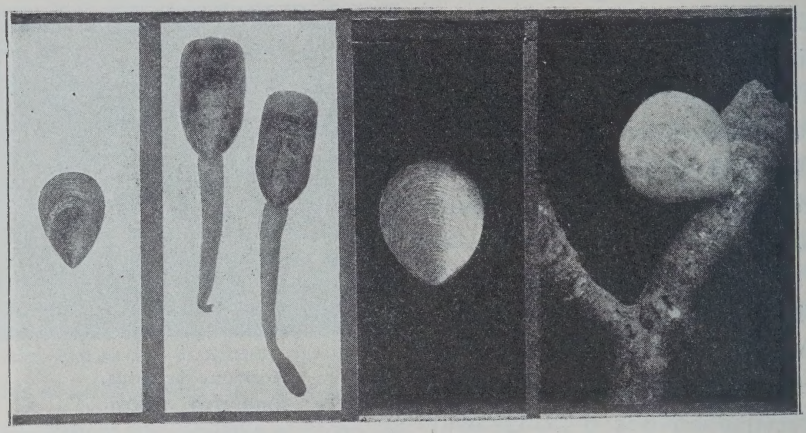
Neolenus serratus.
Cambrien moyen.

FIG. 16. — Trilobite du Cambrien moyen. Neolenus serratus (*Rominger*), *d'après* WALCOTT.

Un fait biologique très significatif est que certains Brachiopodes armés et sessiles des mers cambriennes se sont maintenus presque sans aucun changement essentiel jusqu'à nos jours pendant une durée qui est de l'ordre de trente millions d'années. Ils fournissent une illustration classique d'un état d'équilibre assez exceptionnel entraînant une stabilité absolue du type. On en trouve un exemple dans le *Lingulella* (*Lingula*), dont une forme fossile, *Lingulella acuminata*, caractéristique des époques cambrienne et ordovicienne, est en relation étroite avec une espèce actuelle, *Lingula anatina*. Des représentants du genre *Lingula* (*Lingulella*) ont persisté depuis l'époque cambrienne jusqu'à nos jours. La haute antiquité du groupe des Brachiopodes est bien illustrée par la persistance du *Lingula* (Cambrien, Ordovicien, Actuel) et du *Terebratula* (Dévonien, Actuel), qui appartient à une famille tout à fait différente. Ces animaux à coquille bivalve, en forme de lampe antique, appartiennent à toutes les époques géologiques, y compris les temps actuels. Ils ont atteint leur plus grande expansion pendant l'Ordovicien et le Silurien, puis ont perdu graduellement de leur importance pendant le Dévonien et le Permien ;

de nos jours, ils sont réduits à un groupe relativement insignifiant, dont les représentants sont répartis depuis les zones océaniques côtières jusqu'aux mers profondes et les habitats abyssaux.

A l'époque du Cambrien moyen, les mers continentales couvraient toute la région des Cordillères actuelles, sur la côte du Pacifique. Dans la région du mont Stephen (Colombie britannique), dans les



Lingulella (fossile) *Cambrien actuel.* | Lingula (actuelle). *Cambrien actuel.* | Lingulella. *Cambrien actuel.* | Terebratula *Dévonien actuel.*

FIG. 17. — Brachiopodes d'époque cambrienne et d'époque actuelle.

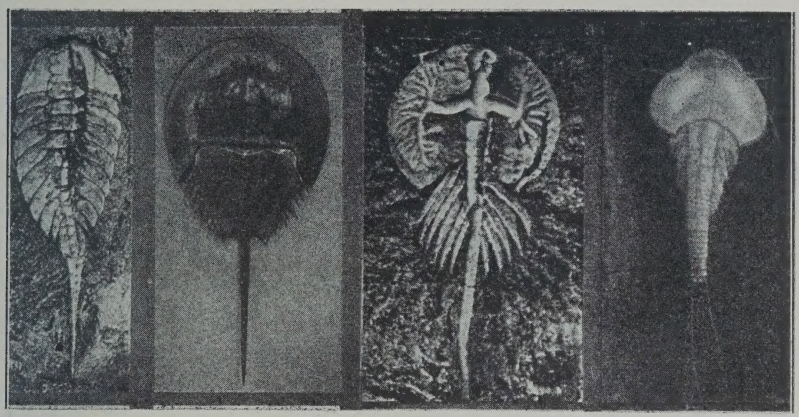
Lingulella (Lingula) acuminata, *fossile des époques cambrienne et ordovicienne, comparé à une forme vivante tout à fait similaire,* Lingula anatina, *et montrant que le genre a persisté depuis l'époque cambrienne jusqu'à nos jours.*

Lingulella, *fossile du Cambrien et de l'Ordovicien, mis en contraste avec un spécimen vivant de genre très différent,* Terebratula, *qui subsiste depuis l'époque dévonienne jusqu'à nos jours.*

couches marines carbonatées de la formation de Burgess, les découvertes sensationnelles faites par Walcott entre 1909 et 1912 (22) ont révélé une évolution remarquable de la vie invertébrée avant l'époque cambrienne. Les figures 16 à 23 montrent nettement que la vie littorale et la vie pélagique présentaient à cette époque des types aussi divergents que ceux des Invertébrés aquatiques actuels; en d'autres termes, les extrêmes de l'évolution invertébrée marine ont été atteints il y a quelque trente millions d'années. Non seulement les caractères extérieurs essentiels de ces Invertébrés sans carapace

(22) WALCOTT (Charles-D.), 1911, 1912.

apparaissent d'une façon évidente dans les restes fossiles, mais, à plusieurs reprises, on aperçoit les organes internes sous l'empreinte des téguments transparents. Les recherches de Walcott sur ces magnifiques séries ont mis en évidence deux faits importants : 1° la très grande antiquité des principaux groupes d'Invertébrés et leur haut degré de spécialisation dans le Cambrien primitif, qui fait nécessairement remonter leur origine à l'époque précambrienne ;



Molaria spinifera. *Cambrien moyen.* — Limulus polyphemus. *actuel.* — Burgessia. *Cambrien moyen.* — Apus. *actuel.*

FIG. 18. — Crabes en fer à cheval et Crevettes des époques cambrienne et actuelle.

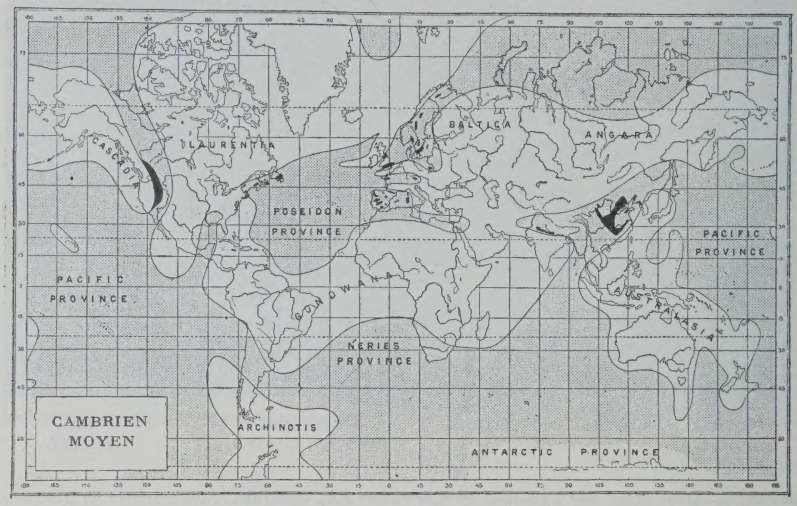
Molaria spinifera, *Mérostome du Cambrien moyen (d'après* WALCOTT), *comparé au Crabe en fer à cheval* Limulus polyphemus.

Burgessia bella, *Crustacé du Cambrien moyen (d'après* WALCOTT), *comparé à l'*Apus lucasanus *actuel.*

2° l'extraordinaire persistance des types, non seulement chez les Brachiopodes à coquille, mais dans tous les ordres d'Invertébrés, depuis le Cambrien moyen jusqu'à nos jours, persistance qui permet de placer côte à côte des formes marines, dont l'âge est de l'ordre de vingt-cinq millions d'années, avec des formes actuelles et de faire apparaître des similitudes de formes et de fonctions, comme le montrent les séries reproduites dans les figures 17, 18, 20-23 et disposées par Roy W. Miner du Muséum américain d'histoire naturelle.

A l'exception des Trilobites, l'existence des Crustacés à l'époque cambrienne était inconnue jusqu'à la découverte d'une espèce primitive en forme de Crevette d'eau douce, *Burgessia bella* (fig. 18), un véritable Crustacé, qui peut être comparé à l'*Apus lucasanus*,

un représentant du groupe le plus voisin. Il existe entre les deux espèces une correspondance très étroite dans la forme du bouclier chitineux (carapace), dans la disposition de l'appareil moteur à la base de la queue et dans les impressions internes d'organes avec leurs tubulures ramifiées. La position de ces organes dans l'*Apus* correspond aux deux régions claires de la carapace. D'autres spécimens de *Burgessia* trouvés par Walcott montrent que la



PALÉOGÉOGRAPHIE. — Cambrien moyen (Acadien ou à *Paradoxides*). D'après SCHUCHERT, avril 1916.

FIG. 19. — Schéma du monde à l'époque du Cambrien moyen.

Époque du Trilobite Paradoxides. *On remarquera le continent sud-atlantique* Gondwana *de Suess, reliant l'Afrique à l'Amérique du Sud.*

région terminale de l'abdomen et la queue se raccordent de la même façon que dans l'*Apus*.

L'époque des Arthropodes Mérostomes armés doit être également repoussée jusqu'au Cambrien moyen, depuis la découverte de plusieurs espèces d'Aglaspides, telles que le *Molaria spinifera* de Walcott. Cet Arthropode peut être comparé au *Limulus polyphemus*, Crabe en fer à cheval, véritable fossile vivant, qui lui est le plus étroitement apparenté dans les temps modernes et qui semble se rattacher non pas aux Crustacés Phyllopodes, comme on pourrait tout d'abord le penser, mais plutôt aux Arachnides, par l'intermédiaire des Euryptérides et des Scorpions. Le *Molaria* et le *Limulus*

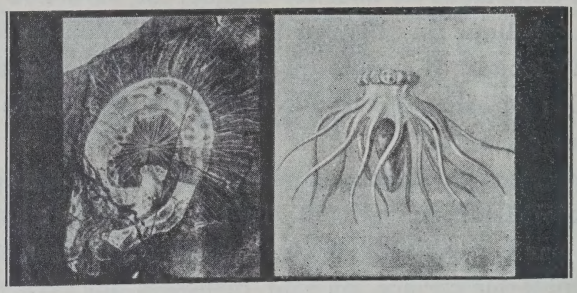
offrent des ressemblances frappantes dans leur bouclier céphalique, leur segmentation, leur appendice caudal. Mais le *Limulus* est en progrès sur le type plus ancien par la fusion des segments abdominaux en une plaque de bouclier unique. Le caractère trilobé du bouclier céphalique du *Molaria* est une indication de ses affinités avec les Trilobites. Il semble qu'on ait ainsi une bonne raison de rattacher les Mérostomes et les Phyllopodes à une souche ancestrale trilobitique commune.

Un autre mode de défense apparaît chez les « Concombres de mer » (Holothuridées), qui sont fixés aux roches et protégés non seulement par leur habitude de vivre dans les crevasses, mais encore par leur épiderme coriace, où sont disposées une série de plaques calcaires, comme chez certains représentants des Mammifères Édentés modernes. Les fossiles de ce groupe n'étaient connus jusqu'ici que par des spicules et des plaques calcaires éparses, ne remontant pas au delà du Carbonifère (Goodrich) ; les séries holothuriennes de Walcott constituent donc de nouveaux documents pour la paléontologie des Invertébrés, non seulement par leur conservation des parties molles, mais encore par la haute antiquité des couches cambriennes où elles ont été observées. Le *Louisella pedonculata* (fig. 20) présente une double rangée de pieds en forme de tubes et, à la partie supérieure, des tentacules auditifs, disposés autour de la bouche comme chez les modernes Elpidiides. Une Holothurie type, fixée aux roches, est le *Pentacta frondosa* moderne.

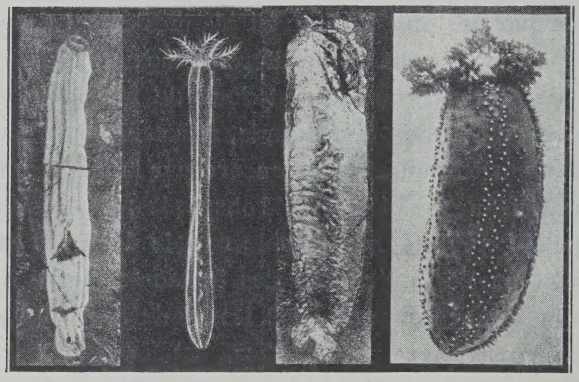
Outre ces formes sessiles, fixées aux roches, l'expansion adaptative des Holothuries a développé des types fouisseurs ou vivant dans des fosses ; le *Mackenzia costalis* (fig. 20) du Cambrien moyen en est un exemple, qui rappelle d'une façon frappante le *Synapta girardii*, l'un des Concombres de mer fouisseurs modernes (Échinoderme). Le corps en forme caractéristique de cylindre allongé, avec des bandes musculaires longitudinales, est nettement conservé dans l'espèce fossile, avec un anneau de boutons calcaires autour de la bouche, interprétés par Walcott comme des ossicules calcaires, d'où les tentacules auditifs auraient été arrachés.

Un fossile remarquable et problématique du Cambrien moyen, l'*Eldonia ludwigi* (fig. 20), est considéré par Walcott comme un animal nageant librement ou pélagique. Il présente une ressem-

blance extérieure avec une Méduse, les rayons issus d'un anneau central suggérant l'existence d'un système vasculaire aqueux ; mais, dans le corps cylindrique enroulé autour du centre, un intestin en



Eldonia. *Cambrien moyen.* — Pelagothuria. *actuel.*



Mackenzia. *Cambrien moyen.* — Synapta. *actuel.* — Louisella. *Cambrien moyen* — Pentacta. *actuel.*

FIG. 20. — Concombres de mer cambriens et actuels.

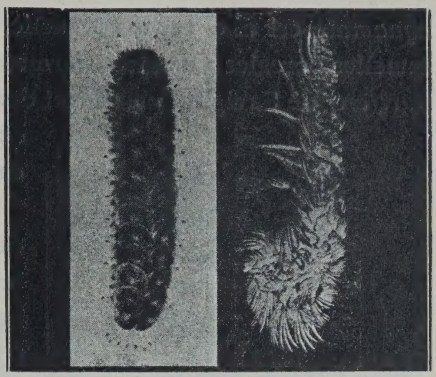
*L'*Eldonia ludwigi *du Cambrien moyen (d'après* WALCOTT), *considéré comme pélagique et ressemblant quelque peu à une Méduse, paraît plutôt analogue au* Pelagothuria natatrix, *un Concombre de mer nageur, quoiqu'il en diffère par des caractères importants. La bouche du* Pelagothuria *se trouve au-dessus de l'ombrelle, la partie postérieure et l'ouverture anale sont au-dessous, tandis que dans le fossile* Eldonia *la bouche et l'anus sont situés à la partie inférieure.*

Le Mackensia costalis *du Cambrien moyen (d'après* WALCOTT), *qui présente de grandes analogies avec les Concombres de mer fouisseurs, est figuré en bas, à gauche, à côté d'une espèce actuelle de Concombres de mer, le* Synapta girardii. *En bas, à droite, le* Louisella pedonculata *du Cambrien moyen (d'après* WALCOTT) *est figuré à côté d'une espèce actuelle qui se fixe aux rochers,* Pentacta frondosa.

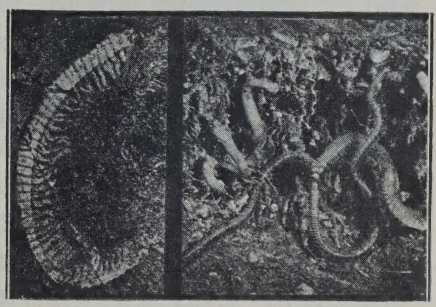
spirale apparaît à travers l'enveloppe transparente. Aussi considère-t-on ce fossile comme une Holothurie nageante, Concombre de mer,

ayant la symétrie rayonnée des Méduses. L'Holothuride moderne *Pelagothuria natatrix* de Ludwig, présentée en haut et à droite sur la figure 20, lui ressemble quelque peu, quoiqu'elle offre de grandes différences de structure. Si l'*Eldonia ludwigi* est une Holothurie, nous avons là le témoignage de l'existence dans le Cambrien moyen de membres de cet ordre, différenciés en au moins trois grandes familles distinctes.

Les Vers, y compris les Annelés nageurs et fouisseurs, sont représentés dans la faune fossile de Burgess par un grand nombre de spécimens, classés en dix-neuf espèces et répartis en onze genres et six familles. La plupart appartiennent à l'ordre des Polychètes, comme par exemple le *Worthenella cambria*, dont la tête est armée de tentacules et dont les segments du corps et la série continue de parapodes bilobés apparaissent très nettement. La comparaison avec des Polychètes vivants types, tels que le *Nereis virens* et l'*Arabella opalina* (fig. 21), démontre la parenté de ces espèces fossiles avec les espèces actuelles et les étroites analogies du littoral cambrien et du régime des marées cambriennes avec ceux des temps récents. La spécialisation, à cette époque, des formes à épines et à écailles est illustrée par le *Canadia spinosa* (fig. 21), à



Polynoë. *Actuel.* — Canadia. *Cambrien moyen.*



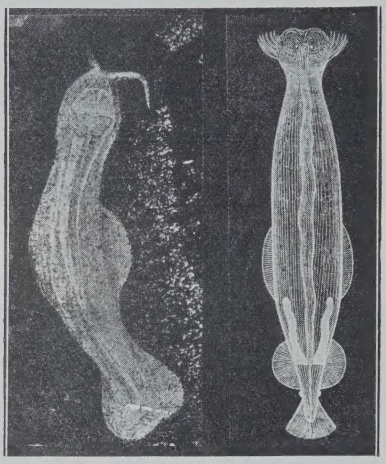
Worthenella. *Cambrien moyen.* — Nereis Arabella. *actuel.*

FIG. 21. — Vers (Annelés) littoraux du Cambrien moyen et des temps actuels.

Canadia spinosa, *fossile du Cambrien moyen (d'après* WALCOTT), *avec un recouvrement de soies dorsales en forme de lamelles, ressemblant à celles des Aphroditides actuelles, telles que le* Polynoë squamata.

Worthenella cambria, *un Ver fossile du Cambrien moyen (d'après* WALCOTT), *comparé au* Nereis virens *et à l'*Arabella opalina, *Vers marins actuels.*

locomotion lente, qui montre un développement de soies raides latérales et un recouvrement de soies dorsales en forme de lamelles, comparables surtout à celles des actuelles Aphroditides. Le *Polynoë squamata* est une espèce actuelle de cette famille, recouverte de lamelles dorsales ; d'autres formes récentes, telles que le *Palmyra aurifera* de Savigny, possèdent des groupes de lamelles épineuses, qui ressemblent étroitement à celles du *Canadia*.



Amiskwia. *Cambrien moyen.* — Sagitta. *actuel.*

FIG. 22. — Chétognathes libres cambriens et actuels.

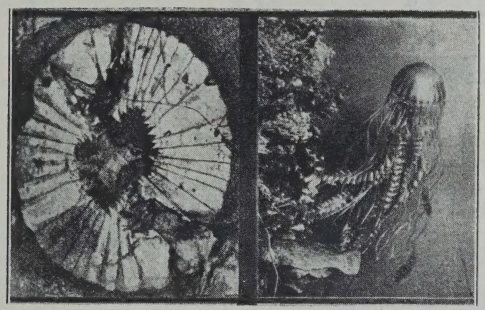
*L'*Amiskwia saggittiformis, *espèce du Cambrien moyen, d'après* WALCOTT, *a un corps divisé en tête, tronc et appendice caudal, comme celui du* Sagitta *actuel, ainsi que le montre le* Sagitta gardinieri *reproduit à droite.*

Les Chétognathes libres (groupe des Némathelminthes) ont aussi leurs représentants dans le Cambrien moyen, car l'*Amiskwia sagittiformis* de Walcott (fig. 22) ne peut appartenir à aucun autre groupe, autant qu'on en peut juger par sa forme extérieure. Son corps est divisé, comme dans le genre actuel *Sagitta*, en tête, tronc et appendice caudal analogue à celui des Poissons. Sa paire unique de nageoires latérales, du type des Chétognathes, indiquerait peut-être une affinité plus nette avec le genre *Spadella*. La paire de tentacules très visibles, qui surmontent sa tête, manque chez les Chétognathes actuels, quoique certaines espèces récentes possèdent une paire de papilles sensorielles montées sur une tige de chaque côté de la tête, comme chez le *Spadella cephaloptera* de Bush. Le tube et les autres organes digestifs apparaissent sous les minces téguments du corps.

Un groupe moderne de Méduses, les Scyphoméduses, est représenté dans le Cambrien moyen par le *Peytoia nathorsti*, dont le disque elliptique est vu par en dessous dans la figure 23. Quoique Walcott rattache cette espèce fossile au groupe des Rhizostomés, en raison de son manque de tentacules périphériques, les trente-deux lobes rayonnants, qui sont si remarquablement conservés sur le

spécimen fossile, correspondent étroitement à ceux du genre actuel *Dactylometra*, dans le sous-ordre des Sémostomés. Il est possible que le *Peytoia* ait perdu ses tentacules périphériques, comme il arrive souvent, au moment de la mort.

La faune de Burgess montre que les Invertébrés précambriens étaient complètement adaptés à tous les habitats continentaux et océaniques, sauf peut-être à l'habitat abyssal. Les principaux embranchements : Annelés segmentés, Arthropodes articulés (comprenant les Trilobites, Mérostomes, Crustacés, Arachnides et



Peytoia. *Cambrien moyen.* — Dactylometra. *actuel.*

FIG. 23. — Méduses cambrienne et actuelle.

Peytoia nathorsti *du Cambrien moyen (d'après* WALCOTT) *et* Dactylometra quinquecirra *actuel. Les trente-deux lobes du spécimen fossile correspondent à ceux qui ont été souvent observés chez le* Dactylometra ; *les tentacules périphériques caractéristiques peuvent avoir été perdus par le* Peytoia.

Insectes) (23), Méduses et Cœlentérés, Echinodermes, Brachiopodes, Mollusques (y compris les Pélécypodes, Gastéropodes, Ammonites et autres Céphalopodes) et Spongiaires, étaient nettement constitués dès l'époque précambrienne. Quelle est celle de ces grandes divisions d'Invertébrés qui a donné naissance aux vestiges fossiles des Vertébrés?

C'est une question que de futures découvertes auront à résoudre. Les Annelés, les Arthropodes et les Échinodermes ont leurs avocats

(23) Parmi lesquels, seuls les Insectes ne sont pas représentés jusqu'ici dans la faune cambrienne. L'auteur indique un peu plus loin qu'ils ont dû dériver d'une espèce d'Articulés siluriens ou dévoniens. (*Note du traducteur.*)

comme ancêtres hypothétiques des Vertébrés. L'évolution de chacun de ces types suit les lois de l'expansion, ou rayonnement adaptatif et s'étend, dans le cas des Articulés et des Mollusques, aux

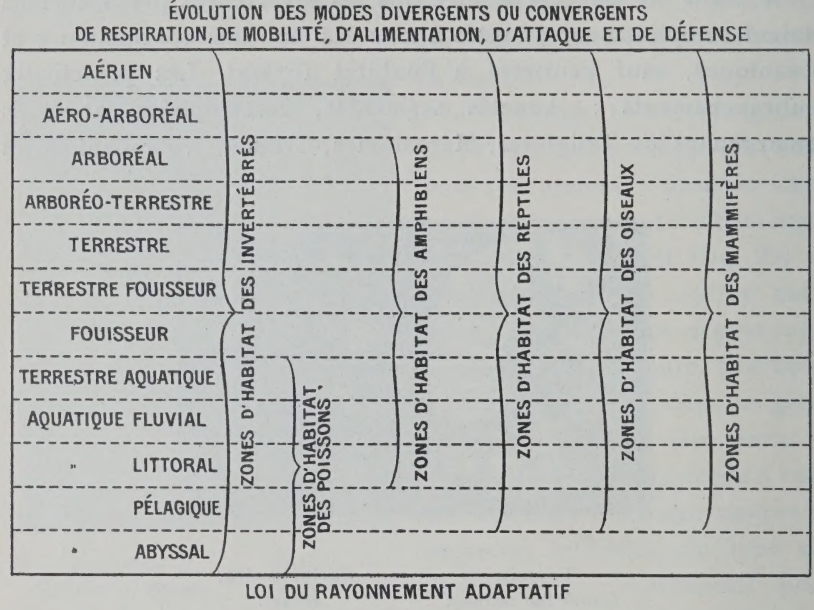


FIG. 24. — Les douze principaux habitats de la vie animale.

Ces douze zones, depuis le milieu aérien jusqu'au milieu abyssal, constituent les milieux où les Invertébrés et les Vertébrés se sont répandus et auxquels ils se sont adaptés au cours des temps géologiques. Les Invertébrés s'étendent de la zone abyssale jusqu'à la zone aérienne. Les Poissons, qui s'étendent seulement de la zone abyssale à la zone terrestre aquatique, ont néanmoins développé des formes corporelles et des types de locomotion analogues à ceux des Amphibiens, qui s'étendent de la zone aquatique littorale à la zone arboréale. Les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères, qui s'étendent de la zone aquatique pélagique à la zone aerienne, ont développé indépendamment, conformément à la loi du rayonnement adaptatif, un grand nombre de formes corporelles convergentes parallèles ou similaires et des modes analogues de locomotion, d'attaque et de défense.

habitats terrestre et arboréal ; plusieurs classes d'Articulés abordent l'habitat aérien.

L'évolution des Articulés (24) paraît avoir été la suivante : une souche d'Annélides précambriens (Vers annelés) a donné naissance aux Trilobites avec leur armure chitineuse et leurs nombreux

(24) PIRSSON (Louis-V.) et SCHUCHERT (Charles), 1915, p. 608.

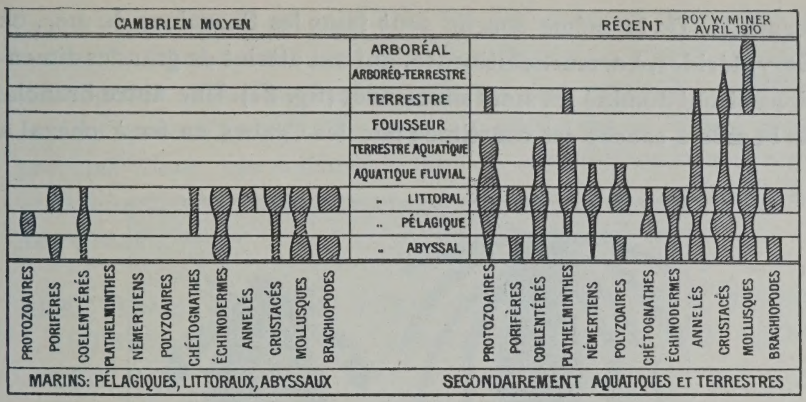


FIG. 25. — Habitats des Invertébrés cambriens et actuels.
Diagramme montrant par des surfaces hachurées les zones d'habitats — littoral, pélagique, abyssal — des formes cambriennes (à gauche) et des formes actuelles à droite), dont l'expansion est beaucoup plus étendue. Par Roy-W. MINER.

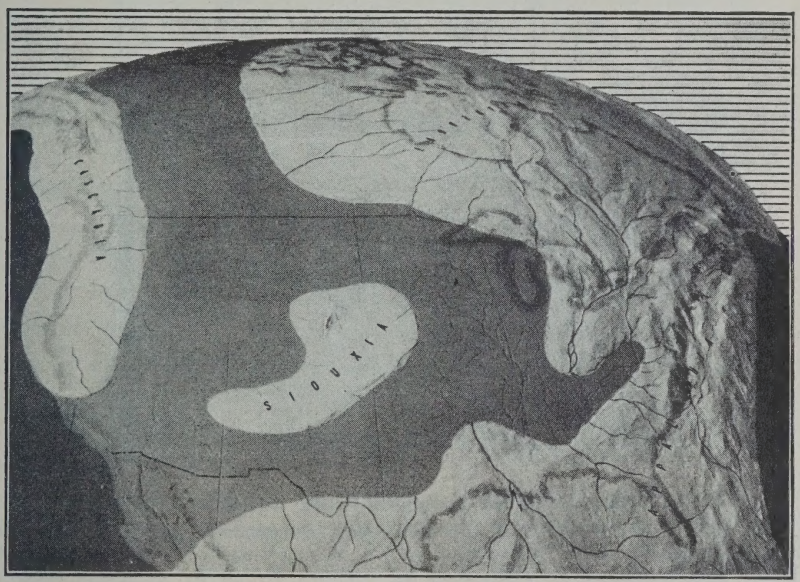


FIG. 26. — L'Amérique du nord à l'époque cambrienne.
Reconstitution hypothétique du continent nord américain (teinte claire), des mers continentales (teinte grise) et de l'océan (teinte gris foncé) à l'époque cambrienne supérieure (Saint-Croixien inférieur), où s'est produite la plus ancienne connue des grandes invasions des continents par la mer. Cette période est caractérisée par le développement des Invertébrés Gastéropodes, Limulides, Euryptérides, des Brachiopodes articulés et par la plus grande différenciation des Trilobites. Les continents étaient tous probablement bas et le climat chaud. Portion d'un modèle de globe terrestre du Muséum américain par Chester-A. REEDS *et George* ROBERTSON, *d'après* SCHUCHERT.

segments. De la même souche sont issus les Scorpions de mer, ou Euryptérides, à armure chitineuse, qui ont atteint de grandes dimensions et ont dominé les mers siluriennes (fig. 27). Une autre branche de la même souche est constituée par les Crabes en fer à cheval à

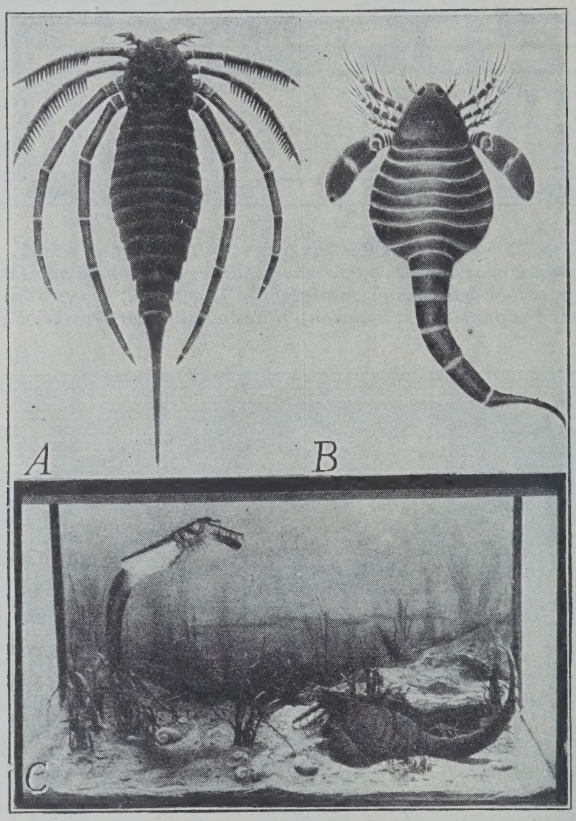


FIG. 27. — Euryptérides ou Scorpions de mer de l'époque silurienne.

A. — *Reconstitution du* Stylonurus excelsior, *Euryptéride géant des grès de Catskill. Longueur réelle : 1 m. 26.*

B. — *Reconstitution de l'*Eusarcus *du calcaire de Bertie. Longueur réelle : 0 m. 95.*

C. — *Reconstitution de l'*Eusarcus, *époque du calcaire de Bertie (d'après John* CLARKE).

armure chitineuse (*Limulus*). La branche des Euryptérides siluriens a pu produire les Scorpions terrestres, dont les fossiles les plus anciens remontent à l'époque silurienne et d'où est sortie la classe entière des Arachnides, y compris les Scorpions, les Araignées et les

Acariens actuels. Il est possible que les Insectes amphibies, terrestres et aériens, soient issus de quelque Articulé à armure chitineuse de l'époque silurienne ou dévonienne. Les véritables Crustacés se sont probablement développés à partir de la même souche précambrienne, qui a donné naissance aux Phyllopodes et autres véritables Crustacés cambriens, ainsi qu'aux Cirripèdes ou Anatifes de l'Ordovicien.

RÉACTIONS AUX CHANGEMENTS DU CLIMAT ET DES AUTRES CONDITIONS ENVIRONNANTES AUX TEMPS GÉOLOGIQUES

Schuchert a remarqué qu'il n'y a pas d'époque plus significative

FIG. 28. — L'Amérique du nord à l'époque dévonienne moyenne.

Reconstitution hypothétique du continent nord américain (teinte claire), des mers continentales (teinte grise) et de l'océan (teinte gris foncé), à l'époque dévonienne moyenne (HAMILTON). *Cette période est caractérisée par la dernière grande invasion des mers arctiques, par le soulèvement des monts Schickchockiens et de nombreux volcans d'Acadie, ainsi que par les commencements du grand delta de Catskill, édifié par les fleuves issus de la région acadienne. Les Requins marins et les Arthrodires deviennent abondants ; la faune américaine de la mer mississipienne comprend un grand nombre de Brachiopodes et de Bivalves ; il apparaît pour la première fois une flore terrestre de grands Conifères* Dadoxylon. *Fragment d'un globe du Muséum américain par Chester.-A.* REEDS *et Georges* ROBERTSON, *d'après* SCHUCHERT.

dans l'histoire du monde que l'époque dévonienne (fig. 28) ; car

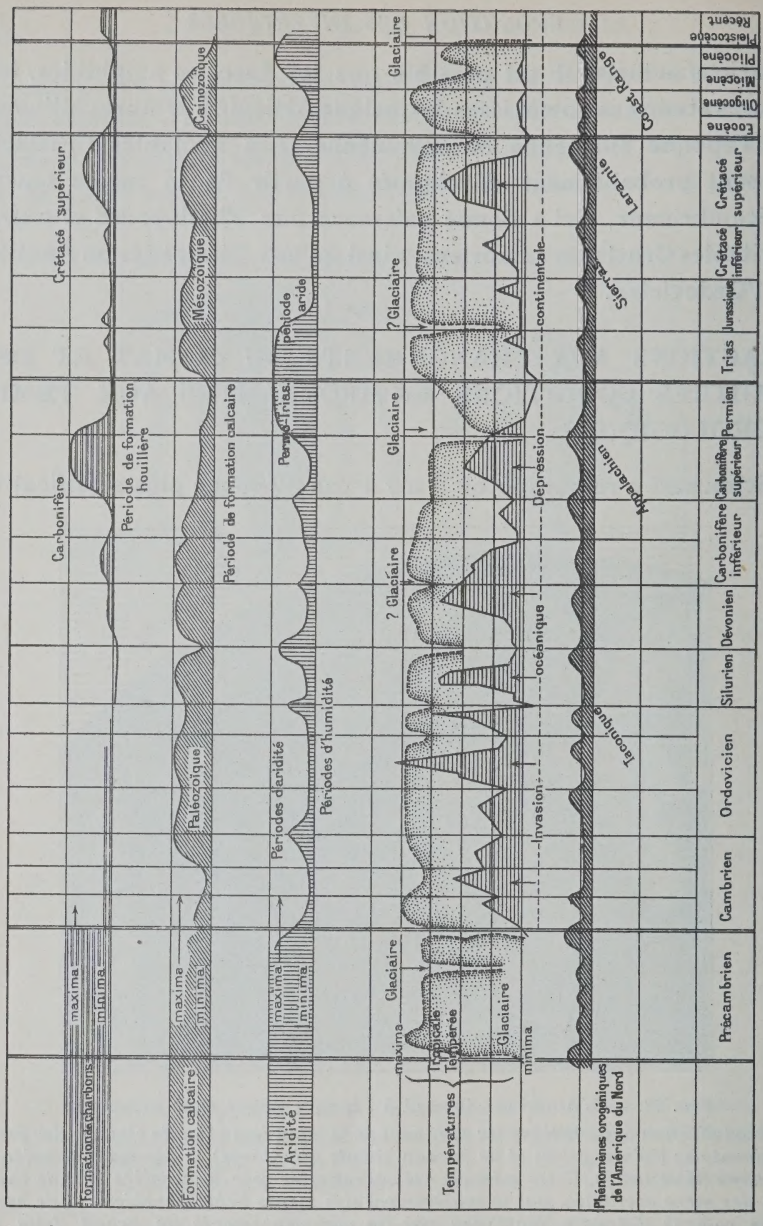


FIG. 29. — Transformations du milieu pendant les derniers cinquante millions d'années (ou davantage).

Corrélation hypothétique entre les phases de la vie et les phases climatériques, continentales et océaniques. Ces diagrammes montrent les périodes maxima et minima des formations carbonifères et calcaires, de sécheresse et d'humidité, ainsi que les périodes glaciaires dans les hémisphères nord et sud avant la dernière période glaciaire, période de la plus grande dépression continentale, de la plus grande invasion marine et de transformations montagneuses. D'après HUNTINGTON, *modifié par* SCHUCHERT.

c'est pendant cette période que le développement de la flore a favorisé l'invasion des continents par la vie aquatique et leur première conquête par les Scorpions, les Crustacés, les Vers et les Insectes.

Nous avons là un exemple du rayonnement perpétuel des formes animales dans les milieux nouveaux en quête de nourriture, cause essentielle de toutes les migrations. Pendant toutes les époques géologiques, cette tendance est en relation constante avec l'évolution du milieu, qui est représentée graphiquement sur les diagrammes de la figure 29, établis par Huntington et modifiés par Schuchert, d'après les recherches de Barrell, de Schuchert, etc. Les réajustements périodiques de la croûte terrestre de l'Amérique septentrionale (25) se sont manifestés dans quatorze périodes de formations montagneuses (hachures obliques, fig. 29), se terminant par la surrection des Appalaches, de la Sierra Nevada, des montagnes Rocheuses (Monts Laramides) et des Coast Ranges du Pacifique.

FIG. 30. — Étoiles de mer fossiles.

Portion de fond de mer pétrifié de l'époque dévonienne, montrant des Étoiles de mer fossiles associées avec des Bivalves et les dévorant, comme le font les Étoiles de mer à l'égard des Huîtres à l'époque actuelle. Groupe d'Hamilton (Saugerties, N. Y.). D'après John-M. CLARKE.

Entre ces périodes relativement courtes de surrections montagneuses, se sont produites des périodes de dépression continentale et d'invasion marine (hachures horizontales, fig. 29), où les continents ont été plus ou moins submergés par les océans (26). Il n'a existé certainement pas moins de douze et probablement de dix-sept périodes de submersion, dont l'étendue variable a atteint jusqu'à mille millions d'hectares (dix millions de kilomètres carrés).

Pendant chacune de ces transformations, que certains géologues

(25) PIRSSON (Louis-V.) et SCHUCHERT (Charles), 1915, p. 979.
(26) *Ibid.*, p. 982.

considèrent comme cycliques, se sont maintenues de longues périodes particulièrement favorables à certaines formes de vie, qui ont atteint dans la plupart des cas une haute spécialisation, comme celle des Scorpions de mer (Euryptérides), et qui ont été suivies d'extinctions plus ou moins soudaines. Dans les océans, les formes vivantes, qui ont le plus directement subi l'action de ces tranformations, ont été des organismes sécrétant du calcaire, Algues, Foraminifères pélagiques et Coraux, qui ont produit des phases alternantes de formations calcaires (hachures obliques, fig. 29). Sur les continents, on distingue plusieurs grandes phases de formations de charbons (dans le Carbonifère et le Crétacé supérieur) et d'autres phases moins importantes.

Les transformations du milieu ont joué un rôle si considérable et si évident dans la sélection et l'élimination des Invertébrés, qu'on les a souvent considérées comme la cause de l'évolution. Cette hypothèse ne concorde que partiellement avec la loi biologique fondamentale, qui rattache l'évolution à quatre complexes (plus haut, p. 17).

Perrin Smith, qui a fait l'analyse la plus complète de l'évolution des Mollusques Céphalopodes et spécialement des Ammonites triasiques, fait remarquer que l'évolution se poursuit d'une façon ininterrompue, même en l'absence de toute modification du milieu. Inversement, des transformations du milieu ne sont pas nécessairement le point de départ d'une évolution. Ainsi, par exemple, pendant l'âge des Mammifères, où s'est développée une infinie variété de formes divergentes, les Reptiles n'ont présenté que de très faibles variations (plus bas, p. 211).

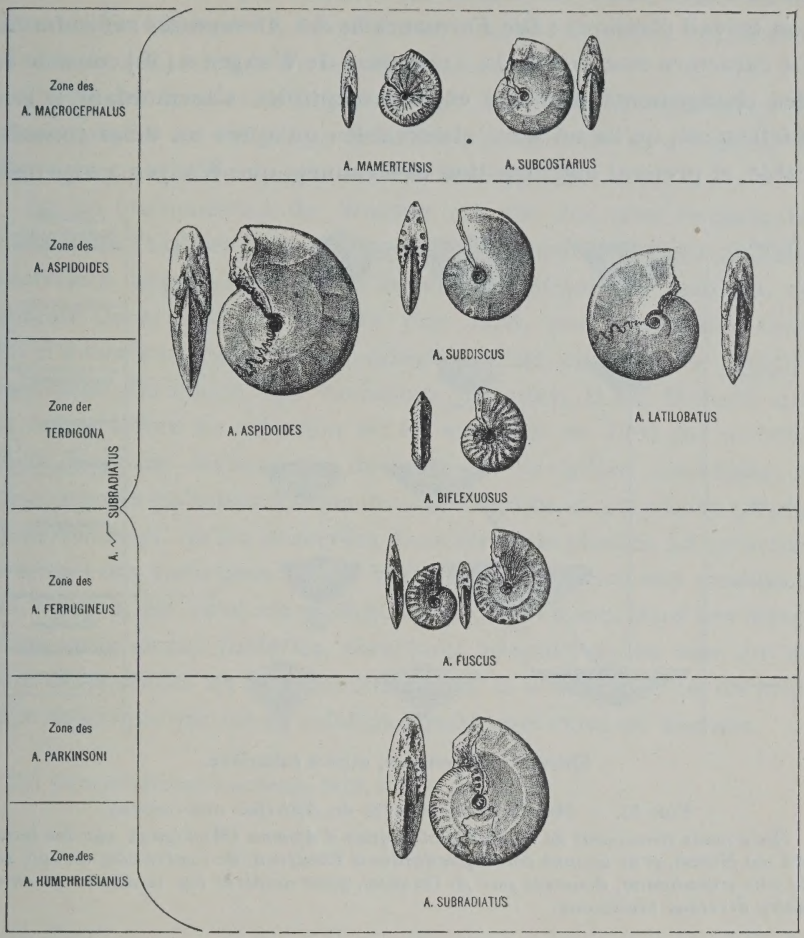
LES MUTATIONS DE WAAGEN

Quand Darwin publia, en 1859, son *Origine des Espèces*, personne n'avait encore observé positivement comment une forme animale ou végétale se transforme en une autre (27). Cet honneur revient, croyons-nous, à Wilhelm Heinrich Waagen (28), qui, parmi les

(27) Cette découverte a été faite par A. GAUDRY (1827-1908), dès 1855, dans les célèbres fouilles qu'il a exécutées à Pikermi, près d'Athènes, de 1855 à 1860. (*Note du traducteur*).

(28) Paléontologue et géologue stratigraphe autrichien, né en 1841, mort en 1900. A. GAUDRY a montré, dans ses ouvrages sur les fossiles miocènes de l'Attique,

Ammonites fossiles du Jurassique (représentées dans les espèces



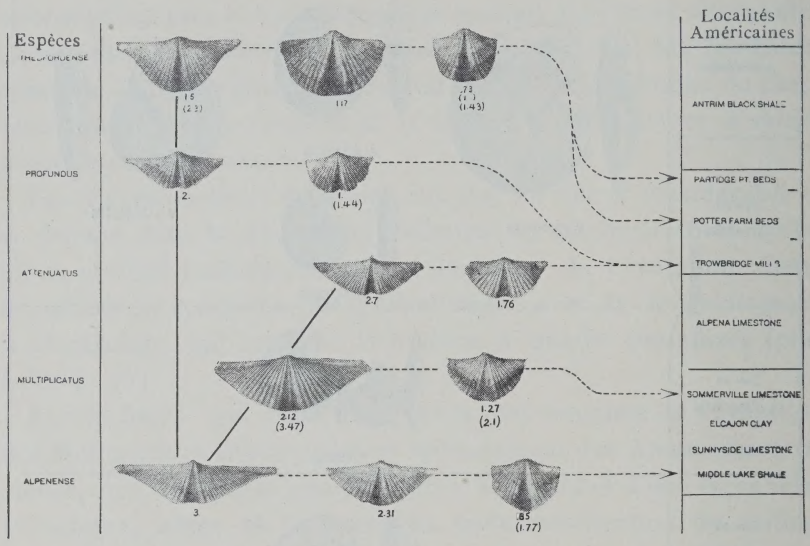
Ammonites subradiatus, espèce collective.

FIG. 31. — Mutations continues de caractères dites « mutations de Waagen ».

*Mutations géologiques successives de l'*Ammonites subradiatus, *dessinées et reconstituées d'après les planches originales publiées par* WAAGEN *en 1869, montrant la série de modifications continues de caractères dites « mutations de Waagen ».*

publiés à partir de 1862 (*Animaux fossiles et géologie de l'Attique*, 2 vol., Savy, 1862-1867; *Considérations générales sur les animaux fossiles de Pikermi*, Savy, 1866; *Animaux fossiles aux environs* d'Athènes, 1866), et dont le premier a été composé au moment même où Darwin publiait l'*Origine des espèces*, que certains types de Mammifères constituent de véritables intermédiaires entre des genres ou des familles aujourd'hui distincts. (*Note du traducteur.*)

vivantes par le Nautile perlier) (29), fit la première découverte positive du passage d'une forme animale à une autre et publia, en 1869, dans son travail classique : *Die Formenreihe des Ammonites subradiatus*. Le caractère essentiel de la « mutation de Waagen » (30) consiste en des changements minimes et imperceptibles s'accumulant si graduellement, qu'ils ne sont observables qu'après un délai considérable, et prenant une direction déterminée, que Waagen a exprimée



Spirifer mucronatus, espèce collective.

FIG. 32. — Mutations successives du *Spirifer mucronatus*.

Spécimens provenant de coupes géologiques d'Alpena (Michigan), sur les bords du lac Huron, et de coupes correspondantes à Thedford, de l'autre côté du lac, sur la côte canadienne, disposés par A. GRABAU, *pour montrer les relations existant entre diverses mutations.*

par le mot *Mutationsrichtung*. Nous savons aujourd'hui que ces changements correspondent à une évolution effective de la chromatine héréditaire. Cette loi de la direction déterminée de l'évolution est illustrée par la structure des séries d'Ammonites, qui ont conduit

(29) *L'Ammonite* et le *Nautile perlier* appartiennent l'une et l'autre à la classe des Céphalopodes, mais à des ordres ou groupes différents ; les Ammonites ont des caractères intermédiaires entre les deux grands groupes de Céphalopodes actuels : Tétrabranches (Nautile) et Dibranches (Poulpe, Calmar, etc...). (*Note du traducteur.*)

(30) Le terme de « mutation » pris dans ce sens a été introduit par Waagen, en 1869. Vingt ans plus tard, le grand paléontologue NEUMAYR a défini la *Mutationsrichtung* comme une tendance des formes à évoluer dans certaines directions définies. Voir NEUMAYR, 1889, p. 60, 61.

Waagen à sa découverte (fig. 31). Il a démontré qu'elle est une loi fondamentale de l'évolution des formes, car elle a été observée chez les Vertébrés et les Invertébrés, chaque fois qu'il a été possible d'obtenir des séries de types voisins successifs.

Parmi les fossiles invertébrés, une des séries de mutations les plus typiques est celle d'un Brachiopode, *Spirifer mucronatus*, du Dévonien moyen ou époque d'Hamilton (fig. 32).

La loi fondamentale de Waagen est une des plus importantes dans toute l'histoire de la biologie. Il est certain que des caractères nouveaux apparaissent d'une façon bien définie et continue et, comme Osborn (31) l'a montré plus tard, par adaptation. Cette loi d'évolution graduelle ou adaptative est opposée au principe théorique darwinien des variations fortuites. Il est fâcheux que le même terme de *mutation* ait été employé en 1901 par le botaniste Hugo de Vries pour désigner les variations soudaines ou discontinues (saltations), sans direction définie et adaptative (*Mutationsrichtung*), qu'il a observées dans certaines plantes. Le caractère essentiel des variations de de Vries, par opposition aux mutations de Waagen, est celui de modifications discontinues dans des directions entièrement *fortuites*, directions adaptatives ou non, qui ne sont déterminées qu'ultérieurement par la sélection. C'est un principe théorique qui est en relation étroite avec celui de Darwin.

(31) OSBORN (Henry-Fairfield), 1912, I.

CHAPITRE V

ÉVOLUTION VISIBLE ET INVISIBLE CHEZ LES VERTÉBRÉS (1)

Erreurs et vérités des théories lamarckienne et darwinienne. Caractère adaptatif des actions, réactions et interactions externes et internes, p. 130. — L'évolution des caractères est plus importante que celle des espèces. Caractères visibles et déterminants invisibles, p. 133. — Lois de l'évolution morphologique dans l'adaptation à la locomotion, à l'attaque, à la défense et à la reproduction, p. 138. — Loi de convergence ou de parallélisme des formes dans les adaptations locomotrices, offensives et défensives, p. 140. — Ramifications ou divergences morphologiques. Loi du rayonnement adaptatif, p. 143.

Simon Newcomb (2) considérait la translation rapide du système solaire vers la constellation de la Lyre comme la plus grande idée qui soit entrée dans l'esprit de l'homme. « Si l'on me demande, écrivait-il, quel est le plus grand fait que l'intelligence humaine ait dégagé, je dirai que c'est celui-ci : depuis l'origine de l'homme, bien plus, depuis l'époque la plus lointaine que nous puissions découvrir, depuis l'enfance des temps, notre système solaire — soleil, planètes et satellites — vole à travers l'espace vers la constellation de la Lyre...

(1) Voir sur ce chapitre : A. GAUDRY, *Animaux fossiles et géologie de l'Attique*, 2 vol., Savy, 1862-1869, *Les enchaînements du monde animal*, 3 vol., Masson, 1878, 1883, 1891, *Les ancêtres de nos animaux dans les temps géologiques*, Baillière, 1888, *Essai de paléontologie philosophique*, Masson, 1896 ; Fr. HOUSSAY, *La forme et la vie, essai de méthode mécanique en zoologie*, Schleicher, 1900 ; *La morphologie dynamique*, Hermann, 1910 ; Le DANTEC, *Lamarckiens et Darwiniens*, Alcan, 1889, *La crise du transformisme*, Alcan, 1910 ; A. GIARD, *Controverses transformistes*, C. Naud (Masson), 1904 : Ch. DEPÉRET, *Les transformations du monde animal*, Flammarion, 1908 ; Y. DELAGE, conclusions de son grand ouvrage *L'Hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, Schleicher, 2e édit., 1903, p. 772-870 ; Y. DELAGE et M. GOLDSMITH, *Les théories de l'évolution*, Flammarion, 1909, 2e édit., *Le mendélisme et le mécanisme cytologique de l'hérédité*, Lhomme, 1919 ; L. CUÉNOT, *Les moyens de défense dans la série animale*, Gauthier-Villars et Masson, *La genèse des espèces animales*, Alcan, 1911 ; FÉLIX BERNARD, *Éléments de paléontologie*, Baillière, 3e éd., 1895 ; M. BOULE, *Conférences de paléontologie*, Masson, 2e éd., 1910 ; E. RABAUD, *Éléments de biologie générale*, Alcan, 1920. (*Note du traducteur.*)

(2) NEWCOMB (Simon), 1902, p. 325 de l'édit. de 1904.

Pour préciser cette notion, le lecteur n'a qu'à contempler cette belle constellation et à se représenter qu'à chaque seconde marquée par l'horloge, nous nous en rapprochons d'une vingtaine de kilomètres. »

L'histoire des animaux vertébrés, expression visible de l'évolution invisible de la chromatine microscopique, ne présente pas une moindre image des énergies potentielles de la matière dans ses dimensions infiniment petites.

De ce point de vue l'étude de l'évolution des Vertébrés se ramène à deux grandes lignes parallèles de recherches et d'hypothèses, qui ne peuvent jamais être disjointes et qui doivent toujours être suivies dans les observations et les inductions :

ÉCHELLE MACROSCOPIQUE DU SOMA	*ÉCHELLE MICROSCOPIQUE DE LA CELLULE GERMINATIVE*
Évolution de la *forme* et des *fonctions somatiques* (c'est-à-dire du *corps*), telles qu'on les *observe* en anatomie, en embryologie, en paléontologie et en physiologie. Apparition, différenciation, transformation des fonctions dans les caractères somatiques.	Évolution de la *chromatine héréditaire*, telle qu'elle peut être *induite* à partir de l'évolution incessante des formes et des fonctions observables Apparition et déclin des prédispositions et autres caractères invisibles du germe.

Il y a pour l'expérimentateur une distinction très nette entre la chromatine héréditaire ou *germen*, stable, à évolution lente, et la cellule somatique instable. Le *soma* est instable, parce qu'il est directement sensible à toutes les variations du milieu, de la croissance, des habitudes, tandis que la chromatine ne se modifie que très lentement. Le caractère propre de la chromatine, considérée dans la grande perspective des temps géologiques, est sa stabilité, combinée à son incessante plasticité et à son pouvoir d'adaptation au milieu environnant ainsi qu'aux formes nouvelles que revêt l'action du soma. La chromatine est beaucoup plus stable que la surface de la terre. Dans tous les changements de proportions, dans les gains et les pertes de caractères, dans la genèse des caractères nouveaux, elle conserve toujours des traces importantes de formes et de fonctions antérieures. L'évolution de la chromatine se réfléchit chez les Vertébrés dans de nombreuses séries continues de formes et se manifeste dans le mécanisme minutieusement approprié des êtres de taille gigantesque et de complexité biologique inconcevable,

tels que les Dinosauriens parmi les Reptiles, les Baleines parmi les Mammifères, qui peuvent être mis en parallèle avec le *Sequoia* parmi les plantes.

ERREURS ET VÉRITÉS DES THÉORIES LAMARCKIENNE ET DARWINIENNE. CARACTÈRES ADAPTATIFS DES ACTIONS, RÉACTIONS ET INTERACTIONS EXTERNES ET INTERNES

Les causes de ce merveilleux mécanisme évolutif de la chromatine (3) ont été expliquées par deux théories historiques, qui avaient déjà été entrevues par la pensée hellénique :

La plus ancienne, l'explication lamarckienne (4), exprimée en termes modernes, est que *les causes de la genèse de nouvelles formes et de nouvelles fonctions doivent être cherchées dans les cellules somatiques* (*cellules du corps*). Elle repose sur l'hypothèse que les actions réciproques des cellules entre elles et avec le milieu environnant s'inscrivent en quelque sorte dans la chromatine, qui en transmet l'héritage. Cette conception est due à l'observation exacte, faite par les premiers naturalistes anatomistes, que les fonctions du corps, non seulemeut gouvernent et perfectionnent sa forme, mais qu'elles ont en général sur cette forme des actions adaptatives convergeant vers certaines fins. Conformément à cette explication de Lamarck, de Spencer et de Cope, un changement du milieu, des habitudes et des fonctions doit toujours précéder les changements de formes dans les générations successives ; bien plus, si cette explication était exacte, les changements successifs dans les séries évolutives se comporteraient comme une croissance, ils suivraient la direction des variations individuelles et les descendants devraient, dans leur jeune âge, ressembler de plus en plus aux adultes des générations précédentes. C'est ce qui arrive souvent ; mais, malheureusement pour l'explication lamarckienne, ce n'est pas *invariablement* le cas.

(3) Cette conception du « pouvoir directeur » de la chromatine est liée à la théorie de la préformation des caractères dans le germe. (*Note du traducteur.*)

(4) Voir plus haut Préface, p. XXIV, XXVIII-XXX.

Adaptations dues aux corrélations avec le milieu environnant :

Fonctions et organes respiratoires, olfactifs, visuels, auditifs, thermiques, gravifiques,
coordonnées et reliées aux variations de la lumière, de la chaleur, de l'humidité, de la sécheresse, par les migrations de l'individu ou du milieu.

Adaptations dues aux corrélations internes :

Corrélation et coordination de la croissance et des fonctions internes par les sécrétions internes, les enzymes et le système nerveux.
Adaptations dues à la nutrition.

Adaptations dues à la nutrition :

1. sur les composés inorganiques,
2. sur les Bactéries,
3. sur les Protophytes, les Algues, etc.,
4. sur les Protozoaires,
5. sur les plantes supérieures (régime herbivore),
6. sur les animaux supérieurs (régime carnivore),
7. parasitique, à l'extérieur ou à l'intérieur des plantes et des animaux.

Adaptations dues à la concurrence et à la sélection individuelles :

A. Sélection, variation efficace, évolution lente dans un sens déterminé, mutation, naissance et production de caractères singuliers ;
B. Agissant sur tous les organes reproducteurs primaires et secondaires.

Adaptations dues à la concurrence et à la sélection spécifiques :

Agissant sur toutes les structures motrices, protectrices, offensives et défensives du squelette externe et interne et aussi sur le taux de la reproduction.
Le caractère essentiel et particulier de la chromatine héréditaire est sa stabilité, combinée à sa plasticité et à sa capacité d'adaptation aux conditions variables du milieu et aux formes nouvelles de l'action corporelle.

Dans de nombreuses parties du squelette, le développement et la dégénérescence de la chromatine sont si visiblement la conséquence de l'usage et du non-usage, que Cope a été conduit à formuler une loi, qu'il appelle la loi de *bathmisme* (localisation de la force de croissance), et à considérer les phénomènes d'usage et de non-usage dans les tissus comme les causes qui font apparaître dans la chromatine les puissances correspondantes. En d'autres termes, Cope pensait que l'énergie de croissance ou de dégénérescence dans les parties du soma individuel est héritée par les parties correspondantes des cellules germinatives. Des conceptions similaires prévalent parmi la plupart des anatomistes (par exemple Cunningham)

et parmi de nombreux paléontologues et zoologues (par exemple Semon) (5).

L'explication opposée, l'explication darwinienne pure (6), telle qu'elle a été rénovée par Weismann et de Vries, est que *la genèse de formes ou de fonctions nouvelles doit être cherchée dans les cellules germinatives ou dans leur chromatine.* Elle est fondée sur l'hypothèse nettement anti-lamarckienne que les actions réciproques, qui font apparaître, se développer ou dégénérer certains organes, qui les mettent en état de croissance ou d'inertie, n'atteignent pas la chromatine et ne sont pas par suite héréditaires. Dans cette explication, les variations des cellules somatiques n'exercent aucune action corrélative sur les cellules germinatives. Non seulement les prédispositions à de nouvelles formes et fonctions ont leur origine dans ces dernières cellules, mais elles sont même plus ou moins soustraites à toute loi et sont purement empiriques. Elles sont constamment mises à l'épreuve par l'expérience, par les habitudes, par les fonctions somatiques. En termes techniques, elles constituent des variations « fortuites », qui sont fixées par la sélection des plus aptes et qui déterminent par là même les adaptations. C'est ainsi que Poulton, un disciple de Darwin, que de Vries, qui a restauré dans sa loi des « mutations » le principe primitif exposé par Darwin en 1859, que Bateson, le plus radical de ces trois savants, rejettent toute loi d'adaptation dans les variations du germe, considérant que la chromatine est en voie continuelle d'expérimentation et que la sélection opère sur ces expérimentations pour guider l'organisme dans la voie d'adaptations et de fins apparentes. Telle est l'opinion qui prévaut parmi la plupart des expérimentateurs modernes et de nombreux biologistes (7).

Ni l'explication lamarckienne, ni l'explication darwinienne ne répondent à toutes les données de la paléontologie et de la zoologie expérimentale sur l'apparition et le développement des caractères adaptatifs. Notre loi biologique fondamentale montre cependant avec évidence qu'il peut y avoir une part de vérité dans chacune d'elles. Les caractères adaptatifs présentent en effet trois phases :

(5) C'est l'explication qui domine dans la biologie générale française (Ed. Perrier, Le Dantec, Giard, Dastre, Houssay, Delage, Bohn, Rabaud, etc.). (*Note du traducteur.*)

(6) Voir plus haut Préface, p. XXX.

(7) L. Cuénot (*La Genèse des espèces animales*, Alcan, 1911) en est, d'une certaine manière, un représentant en France. (*Note du traducteur.*)

1° *l'apparition de la forme et de la fonction du caractère* ; 2° *l'accélération ou le ralentissement plus ou moins rapide de la forme et de la fonction du caractère* ; 3° *la coordination et la coopération de la forme et de la fonction du caractère*. Si nous adoptons la conception physicochimique de la vie, les causes de l'apparition, de la vitesse (accélération ou ralentissement) et de la coopération des caractères doivent se trouver quelque part dans les actions réciproques des *quatre* complexes physicochimiques : le milieu environnant, l'organisme en développement, la chromatine héréditaire, le milieu vivant environnant ; puisque ceux-ci sont les seuls réservoirs connus de matière et d'énergie dans l'histoire de la vie.

Il est possible que les réactions de ces quatre complexes d'énergie ne puissent jamais être approfondies ; il n'en est pas moins certain que nos recherches des causes doivent être orientées vers la détermination des modifications qui précèdent ou suivent invariablement les modifications des cellules somatiques (lamarckisme) et celles de la chromatine (darwinisme weismannien). La théorie lamarckienne, d'après laquelle les variations somatiques précèdent *invariablement* les variations des cellules germinatives, n'est pas confirmée par l'observation et l'expérimentation ; cet ordre de succession, qui s'observe parfois et même fréquemment, n'est aucunement invariable. L'opinion darwinienne, d'après laquelle l'évolution de la chromatine est purement fortuite et ses variations produites au hasard dans des sens multiples, est contredite par les données de la paléontologie, à la fois chez les Invertébrés et les Vertébrés, où l'on observe que *les variations continues et ordonnées sont beaucoup plus fréquentes que les variations fortuites et que les variations brusques, ou mutations, et que, dans la genèse de nombreux caractères, il y a une marche lente et persistante, une évolution directe adaptative*. C'est ce que signifie l'affirmation de notre Introduction (plus haut, p. 9) que, dans l'évolution, la loi l'emporte sur le hasard.

L'ÉVOLUTION DES CARACTÈRES EST PLUS IMPORTANTE QUE CELLE DES ESPÈCES. CARACTÈRES VISIBLES ET DÉTERMINANTS INVISIBLES

La question principale, qui se pose aujourd'hui aux évolutionnistes dans tous les domaines de l'observation, est de savoir *com-*

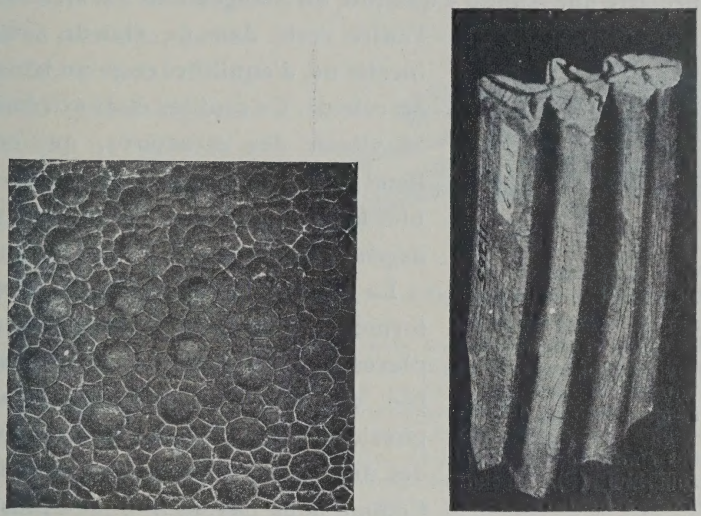
ment et pourquoi les caractères particuliers ont apparu et se sont développés. La question darwinienne de *l'origine des espèces* est devenue aujourd'hui accessoire et secondaire, parce que, une fois donnés un certain nombre de caractères (8) héréditaires, nouveaux ou modifiés, on a par là même une espèce nouvelle. A ce point de vue, les découvertes de la paléontologie moderne concordent avec plusieurs découvertes qui ont été faites récemment dans les lois de l'hérédité. La paléontologie apporte une confirmation à l'observation de l'hérédité, en montrant que tout organisme vertébré est une mosaïque d'un nombre inconcevable de caractères ou de complexes de caractères structuraux ou fonctionnels, dont les uns sont indissolublement et invariablement connexes, tandis que d'autres sont indépendants (9). C'est ainsi que pour le zoologue la plus petite écaille de Reptile ou le moindre poil de Mammifère est un « complexe de caractères », ayant sa formule chimique particulière et possédant ses énergies chimiques, qui conditionnent sa forme, sa couleur, sa fonction et toutes les autres propriétés du complexe. Les recherches sur l'hérédité ont paru montrer qu'à chacun de ces caractères et complexes de caractères correspondent des *déterminants* ou des *groupes de déterminants* dans la chromatine du germe, celle-ci consistant non pas en une miniature de caractères, mais en un ensemble de *pouvoirs* et de *causes* ayant leur individualité.

Le *principe d'individualité*, principe de l'existence et du développement séparés, dont nous avons vu qu'il était caractéristique du premier assemblage chimique des organismes (plus haut, p. 60), commande chacun des complexes de caractères observés en paléontologie. On observe chez certains Vertébrés une infinité de complexes de caractères semblables, qui évoluent exactement de la même

(8) Le mot *caractère* (en grec χαραχτήρ, marque distinctive, caractéristique, caractère) est le terme le plus élastique de la biologie moderne ; on peut l'appliquer à toute partie ou fonction de l'organisme aptes à évoluer séparément et à se transmettre séparément. Mendel a pensé que les « caractères » sont beaucoup plus minutieusement séparables dans la chromatine invisible que dans l'organisme visible et que tout « caractère » somatique est un composé de nombreux caractères du germe, appelés *déterminants* ou *facteurs*. Par exemple, un caractère visible simple, comme la couleur de l'œil dans la mouche, possède des déterminants dans la chromatine. Voir MORGAN (Thomas Hunt), 1916, p. 118-124.

(9) Cette théorie de Weismann est plus verbale qu'explicative. Ces « caractères » sont mal définis et leur « représentation » dans le germe, sous forme de « déterminants », est une vue de l'esprit et non une donnée expérimentale. Voir notamment : DELAGE, *L'Hérédité*, p. 809-812 ; DELAGE et GOLDSMITH, *Les théories de l'évolution*, p. 144-155 ; E. RABAUD, *Éléments de biologie générale*, p. 84-100, et *L'adaptation et l'hérédité*, dans *Rev. philos.*, 1921, I, p. 321-359. (*Note du traducteur.*)

manière, comme par exemple les admirables dessins des carapaces et les dessins si délicats de l'émail dentaire chez un Tatou fossile à armure pesante, le Glyptodon (fig. 33), dont chaque portion de carapace et de dent évolue de façon semblable. On pourrait en conclure qu'il n'y a pas de séparabilité ou d'individualité dans les caractères morphologiques et qu'il existe une sorte de tendance



A B

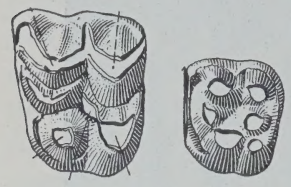
FIG. 33. — Caractères de formation similaire chez le Glyptodon.

Morceau de carapace et dent de Glyptodon, un Tatou fossile à armure pesante, trouvé dans l'Amérique du nord et l'Amérique du sud. La carapace tout entière est couverte de rosettes, constituées par de petites plaques de dessin presque uniforme, reproduites dans la petite portion représentée en A. Toutes les séries de dents inférieures et supérieures portent un dessin uniforme gravé (glyptique), comme celui de la dent figurée en B, et dont le nom de Glyptodon est dérivé.

homomorphique dans tous les caractères issus de chromatines semblables. Mais cette conclusion trop hâtive est contredite par l'existence d'autres complexes de caractères de même provenance héréditaire, dans lesquels chaque caractère évolue séparément et présente un très haut degré d'*hétéromorphie*, comme par exemple dans les molaires des Mammifères (fig. 34).

Cette individualité et cette séparabilité, inhérentes aux caractères morphologiques, ont été également observées dans la *vitesse* de l'évolution des caractères et sont fondamentales dans le passage des formes adultes aux formes infantiles et inversement, ainsi que dans

tous les changements progressifs et quantitatifs qui constituent les quatre cinquièmes de l'évolution des Vertébrés. Ainsi, par exemple, dans l'évolution d'un groupe animal comme dans celle d'un groupe végétal (plus haut, p. 96), deux caractères morphologiques contigus, comme ceux des doigts de la main ou du pied, peuvent évoluer avec la même vitesse et conserver une symétrie complète. Mais l'un d'eux peut prendre une grande « quantité de changements » (10), alors que l'autre reste dans un état de complète inertie ou d'équilibre et qu'un troisième est ralenti. Ce sont les états extrêmes de la vitesse des caractères, qui constituent, dans la forme anatomique visible, le *développement*, l'*équilibre* et la *dégénérescence*.



B A

FIG. 34. — Caractères dissemblables de même origine.

*Surface de molaires supérieures appartenant à deux Mammifères éocènes. Le type B est apparenté au type A. Chez l'*Euprotogonia (*A*) *toutes les cuspides ont des formes arrondies similaires ; chez le* Meniscotherium (*B*), *chacune a sa forme particulière.*

La vitesse de changement dans la forme et dans les fonctions des complexes de caractères doit être considérée comme l'expression de l'énergie physicochimique dans les interactions des différentes parties de l'organisme. Comme nous l'avons indiqué à plusieurs reprises, ces changements sont soumis à des lois encore inconnues. La véritable explication des origines, de la vitesse et de la coopération des caractères paraît devoir être cherchée dans la direction de la catalyse, c'est-à-dire de la libération (au cours des actions et réactions de formes et de mouvements) de *messagers*, tels que les ferments, les enzymes, les hormones, les chalones et autres agents chimiques, qui produisent des interactions spécifiques et coopérantes dans tous les complexes de caractères somatiques et les répercussions correspondantes dans les énergies physicochimiques du germe. En d'autres termes, l'accé-

(10) A la quantité de mouvement de la physique (masse × vitesse) correspond en biologie ce qu'on peut appeler la quantité de changement, ou vitesse relative des changements de caractère dans le développement de l'individu (ontogenèse) et dans l'évolution de l'espèce (phylogenèse). La *parallaxe* des caractères correspond à leurs vitesses différentes. Ainsi la parallaxe des cornes de droite et de gauche chez les *Brontotheriinæ* (Titanothères) est très petite : ces cornes évoluent à une vitesse presque égale. Par contre, la parallaxe de leur première et seconde prémolaire est très grande. Cette notion présente d'innombrables applications et peut être exprimée quantitativement (W.-K. GREGORY).

lération, l'équilibre ou le ralentissement dans le développement des cellules somatiques aurait son retentissement dans les cellules germinatives.

Au cours de notre examen de l'étonnante évolution morphologique des Vertébrés, nous devrons avoir sans cesse devant l'esprit cette notion des interactions, dont les parties dures des tissus ont été le siège. Dans ce domaine, la nature des actions chimiques et physiologiques du corps ne peut être qu'*inférée*, tandis que *les relations entre ces influences physicochimiques et les opérations physicochimiques de la chromatine sont absolument inconnues*.

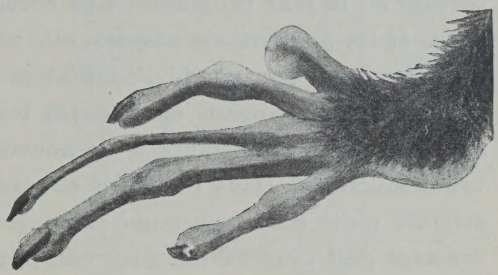


FIG. 35. — Adaptation relative des doigts chez un Lémurien.

Cette main très particulière de l'Aye-aye de Madagascar (Cheiromys madagascariensis) *présente un excellent exemple de la vitesse inégale de développement dans des caractères contigus. Chacun des doigts possède sa vitesse propre d'évolution. Le pouce (en haut) est extrêmement court; l'index est normal; le médius est extrêmement mince et allongé, adapté a un but très particulier : l'insertion du doigt dans les petites ouvertures et les crevasses, pour la recherche des larves; les quatrième et cinquième doigts, en bas, sont normaux.*

Cette forme d'explication ne s'applique toutefois qu'à une partie des caractères adaptatifs (voir plus haut le tableau, p. 131). L'évolution visible et invisible des portions diverses des tissus, dans leurs adaptations, se ramène à six chefs principaux et concurrents :

Changements incessants dans la forme et de la fonction des caractères ;

Changements incessants dans la vitesse des caractères : accélération, équilibre, ralentissement, au cours du développement individuel et dans la chromatine ;

Changements incessants dans la coopération, la coordination et la corrélation des caractères ;

Production incessante de caractères dans la chromatine héréditaire, suivant ou précédant la production de caractères correspondants dans le développement individuel ;

Disparition relativement rapide de formes ou de fonctions des caractères dans le développement individuel ;

Disparition relativement lente de déterminants et de prédispositions afférents à des formes et fonctions de caractères dans la chromatine héréditaire.

Les changements des parties dures du corps paraissent exprimer l'évolution inconnue de la chromatine. Aucun changement ne révèle

d'une façon plus remarquable cette évolution que les modifications incessantes qui s'opèrent dans certaines structures, telles que les replis labyrinthiques des couches profondes de l'émail dans les molaires du Cheval.

La chromatine considérée dans son énergie potentielle semble être le centre de l'évolution physicochimique à la fois le plus conservatif et le plus progressif. Elle enregistrerait les formes corporelles et les adaptations passées, elle répondrait aux circonstances du présent par la capacité d'adaptation qu'elle conférerait à l'organisme en se distribuant dans toutes les cellules vivantes, elle donnerait sans cesse naissance à de nouveaux caractères et à de nouvelles fonctions. Dans l'histoire entière des Vertébrés depuis son origine, toute phase ancienne prolongée d'adaptation à un habitat constant doit s'incrire dans les caractères héréditaires de la chromatine. Dans les nouvelles phases de l'adaptation, la chromatine conserverait toujours plus ou moins la capacité de faire réapparaître des structures embryonnaires qui ne sont pas arrivées à maturité et même, quoique plus rarement, des structures adultes appartenant à des phases plus anciennes de l'adaptation à de plus anciens milieux. C'est le fondement de la *loi de répétition ancestrale*, formulée par Louis Agassiz et développée par Haeckel et Hyatt, qui a dominé la biologie pendant une trentaine d'années au XIX[e] siècle (1865-1896). Elle a fourni avec plus ou moins de succès une solution hypothétique au problème de l'évolution morphologique des Vertébrés dans l'embryologie et l'anatomie comparées, bien avant que les directions générales de l'évolution aient été déterminées par la paléontologie.

LOIS DE L'ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DANS L'ADAPTATION A LA LOCOMOTION, A L'ATTAQUE, A LA DÉFENSE ET A LA REPRODUCTION

L'évolution morphologique des Vertébrés, qui a dû commencer avec les Protopoissons du Cambrien et du Précambrien (11), s'étend sur une période dont l'ordre de grandeur peut être évalué à au moins trente millions d'années. Le type corporel vertébré, souverainement adaptable, se prépare d'abord à dominer le monde

(11) Les vestiges les plus anciens de Protopoissons connus ont été trouvés dans l'Ordovicien. (*Note du traducteur.*)

vivant, surmontant l'une après l'autre toutes les difficultés mécaniques à mesure qu'il passe par les habitats aquatique, terrestre et aérien. Les adaptations aux mouvements, nécessaires pour capter, emmagasiner et libérer l'énergie des plantes et des animaux continuent à commander la forme du corps et de ses appendices ; mais, en même temps, l'organisme se protège offensivement et défensivement par des moyens mécaniques et chimiques et s'adapte à reproduire et à protéger l'espèce, selon la conception darwinienne de la lutte pour l'existence, qui s'applique à la fois à la vie de l'individu et à celle de sa progéniture. Dans les formes

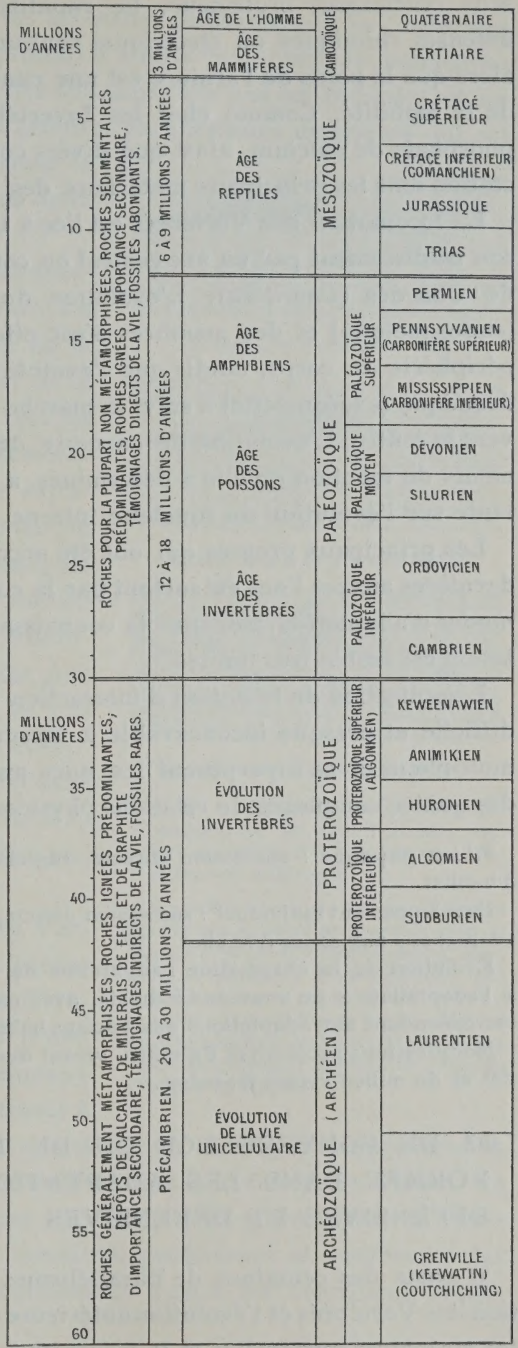


FIG. 36. — Échelle des époques géologiques dont la durée est évaluée à soixante millions d'années.

Les évaluations qui figurent sur ce tableau sont fondées sur l'épaisseur relative des roches précambriennes et des roches postcambriennes. Établi par l'auteur et par C.-A. REEDS, *d'après les évaluations de* WALCOTT *et de* SCHUCHERT.

sans revêtement protecteur, la rapidité de la locomotion, les défenses chimiques ou électriques sont une nécessité primordiale, alors que le poids de l'armure est une cause de réduction graduelle de la mobilité. Comme chez les Invertébrés, le carbonate et le phosphate de calcium, ainsi que divers composés de kératine et de chitine sont les principaux matériaux des armatures défensives.

La locomotion des Vertébrés est liée à l'allongement du corps, à son raidissement par un axe central ou corde dorsale, d'où le nom de Chordés (*Chordata*). L'évolution du squelette cartilagineux (endosquelette) et des membres s'est effectuée du centre vers la périphérie du corps, tandis que l'évolution de l'armure défensive dermique (exosquelette) a suivi la marche inverse de la périphérie vers le centre. L'évolution de l'armure défensive, par les changements de fonction qu'elle a déterminés, a réagi d'une façon importante sur l'évolution du squelette interne.

Les principaux progrès qui ont été accomplis dans les cinquante dernières années l'ont été surtout par la connaissance de nombreux *modes* d'adaptation, alors que la connaissance des *causes* de l'adaptation est restée très limitée.

L'application de la notion d'interaction devient de plus en plus difficile et presque inconcevable à mesure que les adaptations se multiplient et se superposent les unes aux autres dans l'évolution des quatre complexes de relations physicochimiques :

Milieu physique : succession directe, régression et alternance des zones d'habitat.

Développement individuel : succession directe, régression et alternance des adaptations aux zones d'habitat.

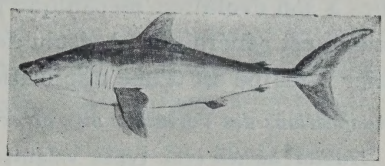
Évolution de la chromatine : adjonction de déterminants correspondant à l'adaptation à de nouveaux habitats, avec conservation des déterminants correspondant aux adaptations aux anciens habitats.

Modifications successives du milieu vivant dues aux migrations des individus et du milieu vivant lui-même.

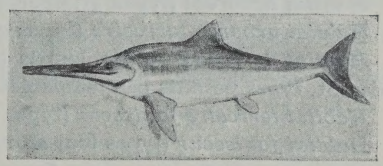
LOI DE CONVERGENCE OU DE PARALLÉLISME DES FORMES DANS LES ADAPTATIONS LOCOMOTRICES, OFFENSIVES ET DÉFENSIVES

Il existe des centaines de parallélismes adaptatifs entre l'évolution des Vertébrés et l'évolution antérieure des Invertébrés. Quoique les structures corporelles et le mécanisme de la locomotion soient

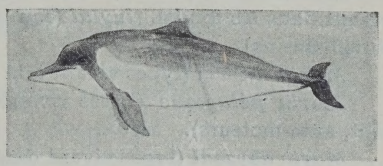
profondément différents, les nécessités combinées de la protection et de la locomotion ont produit d'étroits parallélismes morphologiques entre les Euryptérides siluriens, tels que les *Bunodes*, et les Poissons ostracodermes à armure, parallélismes extérieurs qui ont conduit Patten (12) à affirmer la parenté scientifique de ces deux groupes.



Requin. — *Poisson actuel.*



Ichthyosaure. — *Reptile éteint.*



Dauphin. — *Mammifère actuel.*

FIG. 37. — Adaptation morphologique convergente de trois Vertébrés marins appartenant à des groupes complètement différents.

Évolution similaire du type corporel fusiforme à natation rapide chez le Requin (Poisson), l'Ichthyosaure (Reptile), le Dauphin (Mammifère), qui appartiennent à des classes n'ayant aucune parenté directe entre elles et dont le squelette interne et la structure sont radicalement différents. D'après OSBORN *et* KNIGHT.

Ce sont les similitudes des énergies protoplasmiques internes, les similitudes du mécanisme de la locomotion, de l'attaque et de la défense, en même temps que les similitudes constantes de la sélection, qui paraissent devoir expliquer cette loi de convergence ou de parallélisme des adaptations, en vertu de laquelle *des formes extérieures similaires se produisent dans l'adaptation à des forces extérieures similaires*, loi qui a échappé aux pénétrantes observations de Huxley (13) dans l'analyse remarquable des modes d'évolution des vertébrés qu'il a publiée en 1880.

L'adaptation motrice des Vertébrés — Poissons, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux ou Mammifères — représente la résolution d'une série de problèmes mécaniques : adaptation à la gravité, aptitude à surmonter la résistance de l'eau et de l'air dans le développement de la vitesse, évolution des membres dans la création de leviers, de fulcres et de points d'appui. Les nageoires postérieures et antérieures des Poissons, les membres postérieurs et antérieurs des Mammifères évoluent parallèlement quand les conditions dyna-

(12) PATTEN (Wm.), 1912.
(13) HUXLEY (T.-H.), 1880.

miques sont les mêmes ; leur évolution est divergente quand ces conditions sont différentes. Le principe de l'*homodynamique* et celui de l'*hétérodynamique* s'appliquent au corps tout entier et à chacune de ses parties, conformément à deux principes : 1° chacune des parties a son évolution mécanique propre ; 2° le même problème mécanique est généralement résolu de la même manière (fig. 37). Ce dernier principe est d'une application constante.

Adaptations des Vertébrés aux divers habitats et aux changements de milieu.

Habitat aérien (vol, types volant).

Habitat aéro-arboréal (parachute, types aptes au vol plané).

Habitat arboréal (types grimpeurs, sauteurs, pourvus de bras).

Habitat arboréo-terrestre (types coureurs et grimpeurs).

Habitat terrestre [types lourds (marche), agiles (course), sauteurs, bondissant, types pesants peu maniables (à marche lente)].

Habitat terrestre-fouisseur (types marcheurs et fouisseurs).

Habitat fouisseur (types fouisseurs).

Habitat terrestre-aquatique (types amphibies).

Habitats aquatiques : *palustre, lacustre* (types vivant à la surface et types vivant dans les fonds), *fluvial* (eau douce, courant rapide, courant lent ; types fluvio-marins) ;

Marin littoral (types vivant à la surface et types fouisseurs) ;

Marin pélagique (types vivant librement à la surface, voguant et flottant, auto-moteurs).

Marin abyssal (types vivant dans les fonds profonds, lourds et agiles).

Chaque habitat principal doit être divisé en de nombreux sous-habitats. Les Vertébrés peuvent émigrer de l'un à l'autre ; les milieux eux-mêmes peuvent émigrer par suite de changements géographiques. Les conditions de la locomotion se traduisent en formes quadrupèdes bipèdes, pinnipèdes apodales, etc.

Les trois problèmes mécaniques de la vie dans l'habitat aquatique sont : 1° de surmonter la pression de l'eau en augmentant le poids du corps ou en développant des organes gravifiques spéciaux, afin de permettre à l'animal de s'élever ou de descendre dans le milieu liquide ; 2° de surmonter la résistance de l'eau aux mouvements rapides au moyen de surfaces gauches et d'angles rentrants et sortants, analogues aux « lignes » de nos navires les plus rapides ; 3° de propulser le corps par divers procédés : mouvements sinueux du corps tout entier terminé par une puissante nageoire caudale, action supplémentaire de quatre nageoires latérales, gouvernail horizontal constitué par un système de nageoires médianes (14).

(14) Ces problèmes ont été particulièrement approfondis, théoriquement et expérimentalement, par Fr. HOUSSAY, *Forme, puissance et stabilité des Poissons*, Hermann, 1919. Voir aussi : G. BOHN, *La forme et le mouvement*, Flammarion, 1921. (*Note du traducteur.*)

L'évolution terrestre et aérienne des types à quatre membres (tétrapodes) est surtout destinée à surmonter la résistance de la pesanteur et, à un moindre degré, la résistance de l'atmosphère où le corps se meut. Dans la phase aérienne de l'évolution, la résistance de l'air à de grandes vitesses n'est que peu inférieure à celle que les Poissons ont à vaincre dans l'eau ; et les surfaces gauches, ainsi que les angles rentrants et sortants, développés dans les lignes du corps adapté au vol, sont similaires aux surfaces et aux angles des Poissons rapides.

A ces *convergences* et à la *loi de convergence*, dues à l'analogie des actions réciproques et à l'analogie des obstacles mécaniques, que les différentes espèces animales rencontrent dans des habitats et des milieux environnants similaires, s'opposent des *divergences* et une *loi de divergence*.

RAMIFICATIONS OU DIVERGENCES MORPHOLOGIQUES. LOI DU RAYONNEMENT ADAPTATIF

A la *loi de divergence* morphologique, reconnue par Lamarck et redécouverte par Darwin, Osborn a donné de nos jours un sens plus général dans la *loi du rayonnement adaptatif* (15), qui gouverne la différenciation morphologique des animaux rayonnant ou se dispersant dans toutes les directions, pour répondre aux nécessités de la recherche de la nourriture et au développement des modalités motrices nouvelles dans des habitats différents. Les rudiments de cette tendance à la divergence s'observent déjà chez les animaux unicellulaires, les Protozoaires (voir plus haut, p. 102). Tandis que la convergence produit sans cesse des analogies, la divergence fait constamment apparaître des différences de structure.

La loi du rayonnement adaptatif exprime les modalités de l'adaptation morphologique, qui sont comprises dans les grandes lignes suivantes de la convergence et de la divergence :

(15) *Law of adaptative radiation : irradiation, radiation, expansion adaptative, rayonnement adaptatif, adaptation rayonnante* (traduction de E. de Margerie) ; « exprime l'idée de rayons (*radii*) se propageant dans de nombreuses directions » (OSBORN, *Encycl. britann.*, mot *Paleontology*, 11e éd., p. 589). Je traduis le plus souvent par : *rayonnement adaptatif*, dans quelques passages par : *expansion adaptative*. Cette question des migrations a été surtout développée en France par Cuénot. (*Note du traducteur.*)

1. *Adaptation divergente*, par laquelle les membres d'une souche primitive, rayonnant dans diverses zones d'habitats, tendent à développer des différences morphologiques.

2. *Adaptation convergente, parallèle ou homoplastique*, par laquelle les animaux issus d'habitats différents et pénétrant dans des habitats similaires, acquièrent de nombreuses analogies morphologiques extérieures.

3. *Adaptation directe*, par exemple au cours de migrations primaires dans une série ascendante d'habitats : de l'habitat aquatique à l'habitat terrestre, puis arboréal, puis aérien.

4. *Adaptation régressive*, au cours de migrations secondaires dans une direction opposée, de l'habitat aérien à l'habitat arboréal, puis terrestre et aquatique.

5. *Adaptation alternante*, qui se produit par le passage d'une migration primaire à une migration secondaire, avec retour à l'habitat primitif et répétition plus ou moins exacte de la phase primaire.

6. *Changement d'adaptation ou de fonction*, par lequel un organe effectuant une certaine fonction dans un habitat ne s'atrophie pas, mais exécute une fonction complètement nouvelle dans un nouvel habitat.

7. *Adaptation symbiotique*, par laquelle des Vertébrés présentent des adaptations complémentaires à celles d'autres Vertébrés ou d'Invertébrés.

Il est très important de se souvenir que les formes du corps ou celles des membres, qui se sont développées dans chacune des phases d'adaptation, sont le point de départ de la phase d'adaptation suivante.

Le maintien prolongé d'un type animal dans le même habitat produit des altérations profondes dans sa chromatine, où l'histoire de ses phases antérieures est plus ou moins enregistrée.

Parmi les désavantages d'une existence prolongée dans le même habitat, il y a lieu de noter le suivant : en vertu de la *loi de compensation* découverte par Geoffroy Saint-Hilaire, au début du siècle dernier, tout Vertébré en développement, qui spécialise certains organes, en sacrifie d'autres. C'est ainsi, par exemple, que les doigts latéraux du pied du Cheval sont sacrifiés en faveur du doigt médian, dans le passage de la forme tridactyle à la forme monodactyle. Les parties sacrifiées ne sont jamais recouvrées ; le cheval ne réacquerra jamais sa forme tridactyle, alors même qu'il rentrerait dans un habitat où les trois doigts seraient plus favorables à la locomotion que le doigt unique. Dans cet ordre de faits, l'évolution de la chromatine est irréversible. L'extinction de divers types de Vertébrés a été souvent produite par le sacrifice d'un très grand nombre de caractères dans leurs réactions de structure et de fonction à un habitat particulier. Une forme très spécialisée, représentant un

mécanisme parfait, exactement adapté au milieu physique et vivant environnant, constitue un *cul-de-sac* de structure, d'où elle ne peut s'échapper par adaptation à un milieu physique ou à un habitat différents. Ces deux principes de l'adaptation trop précise à un milieu unique et de la non reviviscence de caractères perdus par la chromatine sont le fondement de la loi, en vertu de laquelle les types les plus hautement spécialisés et parfaitement adaptés s'éteignent, alors que les types primitifs, conservatifs et relativement peu spécialisés, deviennent invariablement le point de départ de nouveaux rayonnements adaptatifs (16).

(16) Types plastiques, relativement *indéterminés*, *indifférents* aux variations du milieu. Cette notion correspond à celle qui a été développée par Cuénot sous la dénomination (criticable) de *préadaptation*. (*Note du traducteur.*)

CHAPITRE VI

ÉVOLUTION MÉCANIQUE DE LA FORME CORPORELLE CHEZ LES POISSONS ET LES AMPHIBIENS (BATRACIENS) (1)

Évolution rapide dans des milieux relativement constants, p. 146. — Mécanismes moteurs offensifs et défensifs, p. 147. — Premiers Poissons à armure, p. 151. — Les Requins primitifs, ancêtres des Vertébrés supérieurs, p. 153. — Apparition et évolution des Poissons actuels, p. 155. — Évolution morphologique des Amphibiens (Batraciens), p. 161.

ÉVOLUTION RAPIDE DANS DES MILIEUX RELATIVEMENT CONSTANTS

Nous pouvons observer chez les Poissons, mieux encore que chez les premiers Invertébrés, les phases successives de l'évolution mécanique.

Une donnée significative est que l'évolution des Poissons, dans un milieu relativement invariable d'eau douce ou d'eau salée (qui, par rapport aux variations du milieu terrestre, est pratiquement constant en température et en composition chimique), présente une progression persistante et aboutit à des types extrêmes de forme et de

(1) Sur ce chapitre et les suivants : de LAPPARENT, *Traité de géologei*, Masson ; E. HAUG, *Traité de géologie*, Colin, 1911 ; A. GAUDRY, *Les enchaînements du monde animal*, 3 vol., 1878, 1883, 1890, Masson, *Les ancêtres de nos animaux dans les temps géologiques*, Baillière, 1888, *Essai de paléontologie philosophique*, Masson, 1896 ; Fr. HOUSSAY, *La forme et la vie, essai de méthode mécanique en zoologie*, Schleicher, 1900 ; L. CUÉNOT, *Les moyens de défense dans la série animale*, Gauthier-Villars et Masson ; Y. DELAGE et E. HÉROUARD, *Traité de zoologie concrète*, t. IX et X, Schleicher ; Rémy PERRIER, *Cours élémentaire de zoologie*, Masson, 7e édit., 1920 ; Félix BERNARD, *Éléments de paléontologie*, Baillière, 1893-1895 Ch. DÉPERET, *Les transformations du monde animal*, Flammarion, 1908 ; M. BOULE, *Conférences de paléontologie*, 2e édit., Masson, 1910, *La paléontologie zoologique*, dans *La Science française*, t. I, Larousse, 1915, avec bibliographie ; Ed. PERRIER, *La terre avant l'histoire*, La Renaissance du livre, 1920. Spécialement pour l'évolution morphologique des Poissons : Fr. HOUSSAY, *Forme, puissance et stabilité des Poissons*, Hermann, 1919, et sur celle des Oiseaux : Fr. HOUSSAY, *Études sur six générations de Poules carnivores* (Arch. de zool. expér , 1906) ; J. de la RIBOISIÈRE, *Recherches organométriques en fonction du régime alimentaire sur les Oiseaux*, Hermann, 1911 ; A. MAGNAN, *Le tube digestif et le régime alimentaire des Oiseaux* Hermann, 1911. (*Note du traducteur.*)

fonction. Il s'ensuit que les *variations physicochimiques du milieu*, quoique jouant un rôle important, ne constituent pas une *cause essentielle de l'évolution morphologique*. Le même principe trouve son application dans l'évolution des Invertébrés (voir plus haut, p. 124), comme l'a observé Perrin Smith. En d'autres termes, une évolution rapide, aboutissant à un stade extrême, peut se produire dans un milieu physicochimique relativement stationnaire.

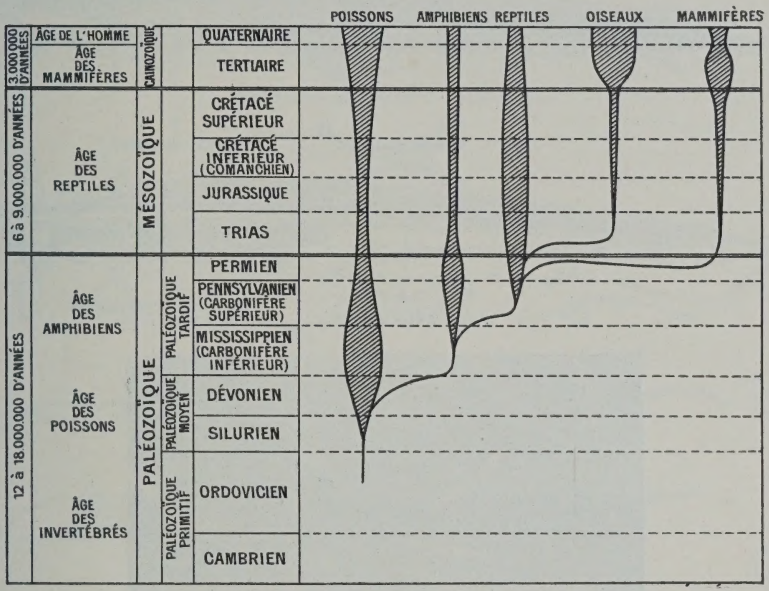


FIG. 38. — Diagramme chronologique de la succession des Vertébrés.

Époques géologiques de l'apparition, de l'extension et de la réduction les plus grandes des cinq classes de Vertébrés : Poissons, Amphibiens (Batraciens), Reptiles Oiseaux, Mammifères.

Une seconde donnée non moins significative est que chez les Poissons les plus primitifs sont déjà constitués les principaux organes glandulaires et autre organes d'interaction, qu'on trouve chez les types les plus élevés de Vertébrés. En particulier, les glandes à sécrétion interne (voir plus haut, p. 65), qui sont des centres d'interaction et de coordination, sont déjà complètement développées.

MÉCANISMES MOTEURS OFFENSIFS ET DÉFENSIFS

C'est à l'époque ordovicienne, qui vient immédiatement après l'époque cambrienne, aux premiers temps paléozoïques, qu'appa-

raissent les premiers Vertébrés connus ; on a trouvé, en 1891 (Walcott), près de Canon City (Colorado), plus tard dans la région des monts Bighorn (Wyoming) et dans celle des Black Hills du Dakota méridional, des défenses dermiques de Poissons fossiles. De petites épines dorsales, attribuées à des Requins acanthodiens, sont égale-

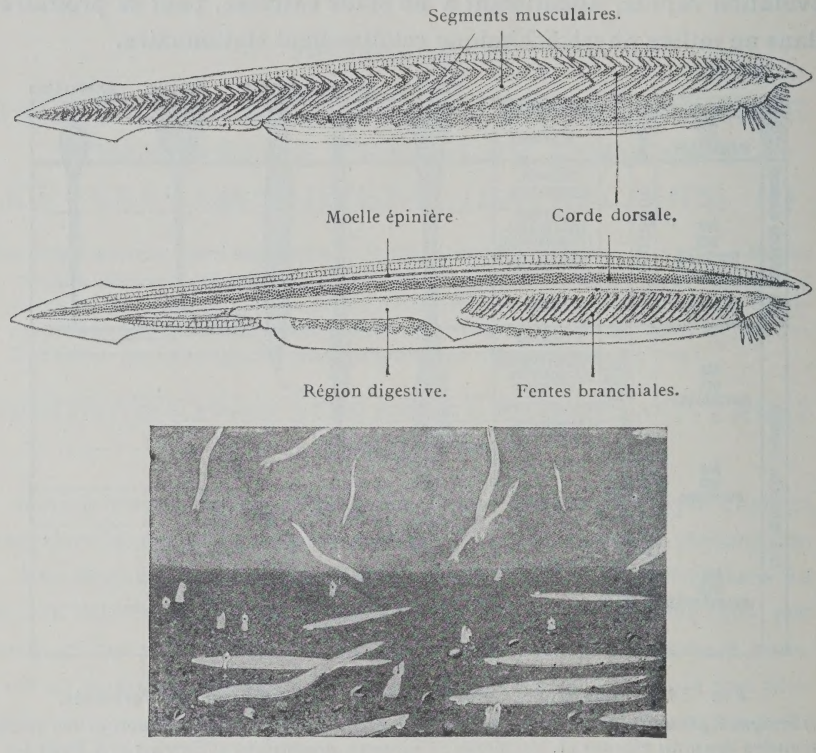


FIG. 39. — Les « Lancelets » actuels (*Amphioxus lanceolatus*).

*Protochordés fusiformes vivant dans les eaux littorales des océans, seuls survivants d'un stade extrêmement ancien de l'évolution chordée (Protovertébrés). Le corps est fusiforme, à double pointe, d'où le nom d'*Amphioxus. *Il est raidi par un axe central continu (chorde, notochorde). Tous les autres organes sont plus ou moins nettement segmentés. D'après* WILLEY.

ment abondantes dans les couches ordoviciennes de Canon City. Ces types, les plus anciens qu'on connaisse, de Protopoissons à mouvements lents, protégés par un rudiment d'armure dorsale, composée de petites excroissances ou plaques calcaires (d'où le nom d'Ostracodermes), ne sont pas primitifs. Ils présupposent un long stade antérieur d'évolution des Vertébrés. Car, dans cette évolution, les types agiles et sans défenses précèdent invariablement les types

lourds à carapace. Il a certainement existé des ancêtres de ces Protochordés ordoviciens, Poissons sans carapace, nageant librement et s'élançant avec rapidité.

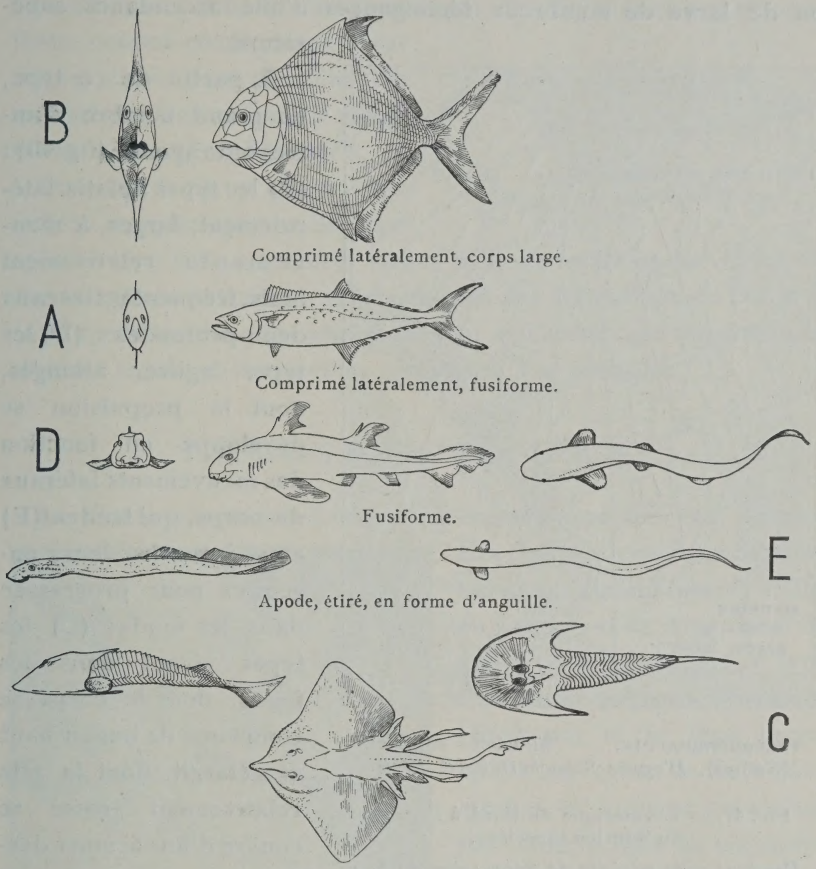


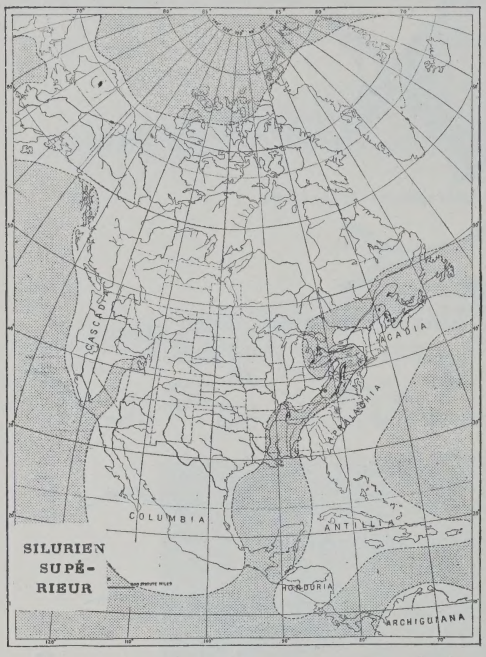
FIG. 40. — Les cinq principaux types morphologiques de Poissons.

Ceux-ci débutent par les types (A) agiles, aplatis, fusiformes, qui évoluent en : 1° les types aplatis latéralement, larges, lourds (B), 2° d'autres types aplatis de bas en haut, de forme ronde, lourds, vivant dans les fonds (C), 3° les types allongés, fusiformes, agiles (D), qui aboutissent : 4° à des types anguiformes, sans nageoires latérales, agiles, habitant les fonds (E).

Ces cinq types morphologiques apparaissent et réapparaissent sans cesse, indépendamment les uns des autres, dans les divers groupes de cette classe de Vertébrés. Des formes partiellement convergentes ont fait apparition ensuite parmi les Amphibiens, les Reptiles, les Mammifères. Préparé pour l'auteur par W.-K GREGORY *et Erwin S.* CHRISTMAN.

Le type doublement effilé, fusiforme, où l'épine dorsale en voie de durcissement est centrale et où les muscles propulseurs segmen-

tés sont externes, est le prototype de Poisson qui survit plus ou moins nettement dans les « Lancelets » (*Amphioxus*) et dans les larves des Ascidies dégénérées. Ces animaux fournissent à l'état d'embryon ou de larve de nombreux témoignages d'une ascendance supérieure.



PALÉOGÉOGRAPHIE. — Silurien supérieur (*Solina*). *D'après Schuchert, avril 1916.*

FIG. 41. — L'Amérique du Nord, à l'époque du Silurien supérieur.

Pendant cette période de dépression de la région appalachienne et d'exhaussement de la moitié occidentale du continent, s'est produite l'évolution la plus considérable des Poissons à armure les plus primitifs, les Ostracodermes, qui sont largement répandus en Europe, en Amérique et dans les régions de l'Antarctique. D'après SCHUCHERT, *1916.*

A partir de ce type, un grand nombre d'autres ont rayonné (fig. 40) : (B) les types aplatis latéralement, larges, à mouvements relativement lents, fréquentant les eaux demi-profondes ; (D) les types agiles, allongés, dont la propulsion se développe en fonction des mouvements latéraux du corps, qui tendent (E) ainsi à perdre leurs nageoires pour progresser dans les fonds ; (C) les types vivant dans les fonds, dont le corps se comprime de bas en haut et s'élargit, dont la tête relativement grosse se couvre d'une armure dermique protectrice, dont les mouvements deviennent de plus en plus lents, à mesure que les défenses dermiques s'accroissent. Il y a là une loi qui est applicable à tous les Vertébrés, y compris l'Homme : le développement de l'armure et la réduction de la vitesse progressent *pari passu* ; inversement, l'augmentation de la vitesse entraîne la perte de l'armure. Smith Woodward (2) a décrit des transformations

(2) SMITH WOODWARD (A.), 1915.

analogues dans l'évolution de chacun des grands groupes de Poissons.

Cette loi de l'évolution morphologique prend une grande signification lorsqu'elle se répète, sous forme de loi de convergence, dans l'évolution des Amphibiens aquatiques, des Reptiles et des Mammifères, comme conséquence invariable de la *coordination du mécanisme locomoteur* au *mécanisme offensif et défensif*.

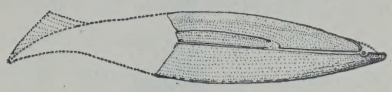


FIG. 42. — L'Ostracoderme Palæaspis *de Claypole, restauré par Dean.*

Dans ces trois ou quatre évolutions morphologiques du type agile au type lent, à armure, vivant dans les fonds ou sur le sol, on constate généralement un accroissement des dimensions du corps ou de la spécialisation, qui atteignent l'un et l'autre leur maximum au moment même où l'extinction commence à se produire.

PREMIERS POISSONS A ARMURE

Les Ostracodermes ordoviciens à armure sont très mal connus.

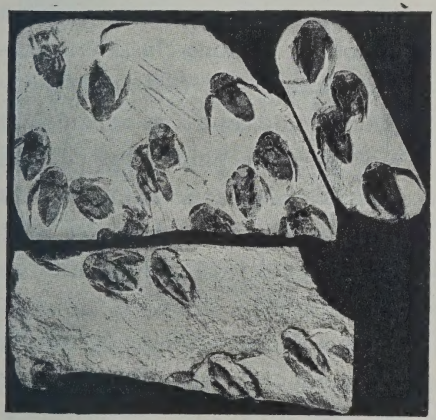


FIG. 43. — Les Antiarchi.

Type de Poisson Ostracoderme, Bothriolepis, *du Dévonien supérieur canadien, vivant dans les fonds, possédant une armure chitineuse et une paire d'appendices analogues à ceux des Crustacés Euryptérides. Ce groupe d'animaux a été certainement enfoui, alors qu'il affrontait le courant en quête de nourriture ou pour respirer. D'après* PATTEN.

Les Ostracodermes du Silurien supérieur étaient très répandus en Europe et en Amérique. Ils comprennent à la fois le type fusiforme, nageant librement (*Birkenia*) et le type large, aplati, en forme de Raie (*Lamarkia*, etc.), qui ne paraissent pas avoir acquis de mâchoire inférieure cartilagineuse et sont restés à un stade d'évolution inférieur à celui des véritables Poissons.

Leur armure est disposée dès l'origine en forme de bouclier et de plaques, comme chez le *Palœaspis* du Silurien supérieur de Salina (Schuchert). C'est à cette époque qu'apparaissent les premiers indices que nous possédons sur la vie

terrestre nord-américaine dans les plus anciens des animaux à respiration aérienne, l'Araignée-Scorpion, et chez les premières plantes terrestres. Il y a des indications qu'un climat aride régnait alors sur une grande partie du monde.

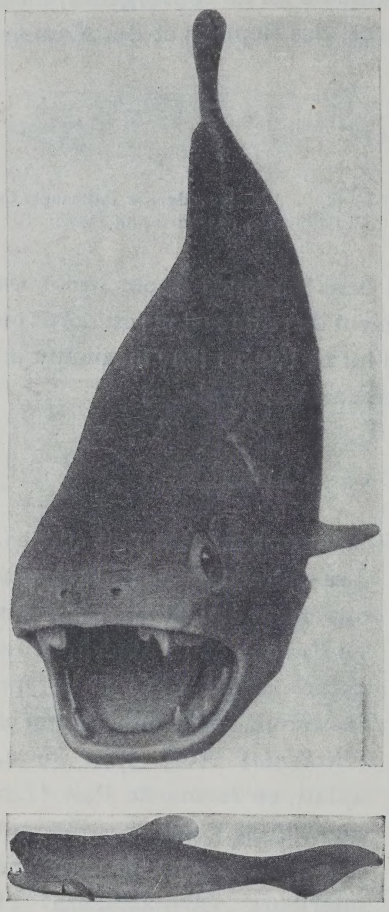


FIG. 44. — Les Arthrodires.

En haut : reconstitution du gigantesque Dinichtys intermedius *du Cleveland (Ohio), Poisson du Dévonien moyen, mesurant 2 m. 45 de longueur, à cou articulé, où l'on voit les dents et l'armure osseuse de la région céphalique. En bas : vue latérale du même fossile reconstitué. Modèle du Dr Louis* HUSSAKOF *et de* HORTER *au Muséum américain d'histoire naturelle.*

A l'époque silurienne supérieure, les Ostracodermes atteignirent le type à armure, lourd, vivant dans les fonds, dont les représentants caractéristiques sont les Ptéraspidiens et les Céphalaspidiens, largement répandus en Europe, en Amérique et, d'après de récentes explorations, dans les régions antarctiques. Certaines formes dévoniennes à armure (*Bothriolepis*, *Pterichthys*, etc.), qui possèdent une paire d'appendices latéraux articulés, appartiennent à une classe ou sous-classe (*Antiarchi*) tout à fait distincte. Quelques-uns de ces Poissons, qui sont mus par une paire d'appendices attachés à la partie antérieure du corps, offrent des analogies avec les Euryptérides (Mérostomes ou Arachnides).

On a découvert dans les dépôts d'eau douce du Dévonien inférieur les ancêtres des Arthrodires, groupe de Poissons à armure pesante, de parenté incertaine. Ils possèdent avec le *Bothriolepis* un grand nombre d'adaptations communes, telles que : cou articulé, mâchoire dermique, carapace, plastron, paires d'appendices (*Acanthaspis*). Certains auteurs considèrent les Arthrodires comme un type aberrant de Poisson

pulmoné ; Dean, Hussakof et d'autres croient à une parenté possible avec la branche des *Antiarchi* (*Bothriolepis*). Dans le Dévonien supérieur du Cleveland, ces Poissons fossiles atteignent une taille formidable, dont témoigne l'espèce *Dinichthys intermedius* (fig. 44). Comme les Ostracodermes, ces animaux ne sont pas dans la ligne centrale et principale de l'évolution des Poissons ; ils représentent une branche latérale, qui a atteint de bonne heure un très haut degré de spécialisation, suivie d'extinction.

LES REQUINS PRIMITIFS, ANCÊTRES DES VERTÉBRÉS SUPÉRIEURS

On retrouve la ligne centrale d'évolution des Poissons, qui conduit à tous les types supérieurs actuels, dans le squelette cartilagi-

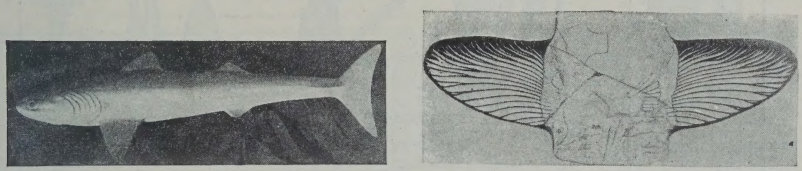


FIG. 45. — Un Requin primitif du Devonien.

A gauche : Cladoselache, *type de Requin primitif du Dévonien de l'Ohio, possédant des nageoires paires et des nageoires médianes barbelées, munies de supports cartilagineux en forme de baguettes, d'où sont dérivés par fusion les membres de tous les Vertébrés terrestres supérieurs. Modèle de* DEAN, HUSSAKOF *et* HORTER, *d'après les spécimens du Muséum américain d'histoire naturelle.*

A droite : structure interne des nageoires barbelées du Cladoselache, *montrant les rayons cartilagineux* (*en blanc*) *dans les nageoires* (*en noir*). *D'après* DEAN.

neux caractéristique, les mâchoires et les quatre nageoires des Requins primitifs, dont le premier stade fusiforme apparaît avec le type à nageoire épineuse *Diplacanthus* (Acanthodien) (fig. 47) du Silurien supérieur. Les types de Requins à tête relativement grosse, vivant dans les fonds, ne prennent pas naissance avant le Dévonien ; c'est pendant cette période que, par une adaptation partiellement régressive, les premiers types agiles, fusiformes, se transforment en types allongés, anguiformes, rapaces, du Carbonifère.

Le prototype du groupe des Requins est le *Cladoselache* (fig. 45), un Poisson fameux dans les annales de l'anatomie comparée, parce qu'il a démontré que les nageoires des Poissons proviennent de replis tégumentaires latéraux, dans lesquels se sont développés, pour les soutenir, des rayons cartilagineux (fig. 45). Au cours de

l'évolution, ces rayons ont fusionné pour former l'axe central de nageoires librement articulées et plus tard se sont transformés en cartilages et en os, constituant les membres et segments de membres des Vertébrés quadrupèdes terrestres, les Tétrapodes.

Le mode de transformation de ces nageoires et de ces membres est l'un des plus grands problèmes des origines morphologiques depuis les premiers travaux de Carl Gegenbaur d'Heidelberg, qui a cherché

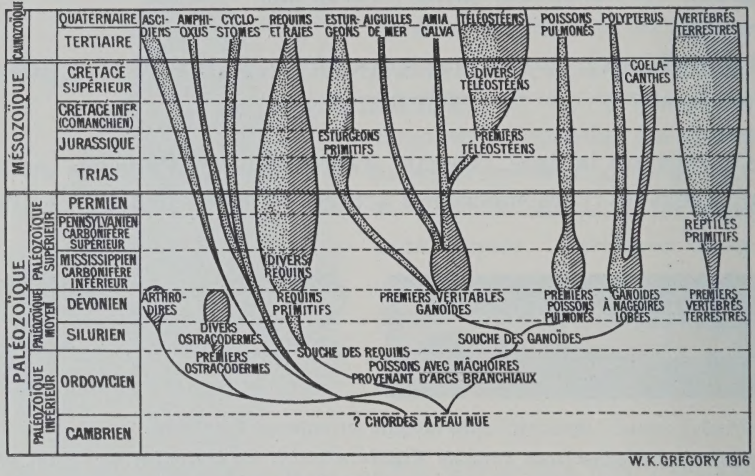


FIG. 46. — Origine et rayonnement adaptatif des Poissons.

Ce diagramme montre des groupes aujourd'hui éteints de Poissons silurodévoniens, Ostracodermes et Arthrodires, dans leurs relations avec : les Cyclostomes actuels (Lamproie), les Sélaciens (Requin et Raie), les Ganoïdes (Esturgeon, Aiguille de mer et Amia calva), *les Téléostéens (Poissons osseux), les Poissons pulmonés primitifs et récents* (Dipnoi) *et enfin les Ganoïdes à nageoires frangées ou lobées* (Crossopterygii), *dont les nageoires cartilagineuses ont produit les membres antérieurs et postérieurs des Premiers Vertébrés terrestres, les Tétrapodes. — Les parties pointillées représentent les groupes actuels ; les parties hachurées les groupes éteints. Préparé pour l'auteur par W.-K.* GREGORY.

l'origine des nageoires latérales dans les saillies cartilagineuses supportant les arcs branchiaux respiratoires, transformation qui se serait produite par un changement fonctionnel profond d'adaptation. Quoique cette hypothèse, qui fait remonter les membres des Vertébrés supérieurs aux arcs branchiaux cartilagineux des Poissons, ait été contredite par la paléontologie, elle a contribué à démontrer l'hypothèse anatomique exacte de Reichert, d'après laquelle les osselets de l'oreille moyenne humaine proviennent d'un changement d'adaptation d'une partie d'un arc branchial modifié, le cartilage mandibulaire des Poissons.

Le cycle de l'évolution des Requins au cours des époques géologiques embrasse une majorité de types agiles et rapaces, qui se séparent en types de Requins allongés à replis (*Chlamydoselache*) et en formes larges, très aplaties, telles que celles des Raies de diverses espèces qui habitent les fonds. Conformément à la loi du rayonnement adaptatif, les Requins en quête de nourriture recherchent toutes les espèces possibles de zones d'habitat, sauf les zones abyssales. Les spécimens les plus voisins du type anguiforme ont été découverts dans les terrains carbonifères.

APPARITION ET ÉVOLUTION DES POISSONS ACTUELS

A la fin de l'époque dévonienne, la plupart des Poissons avaient constitué tous les grands groupes actuellement existants. Les

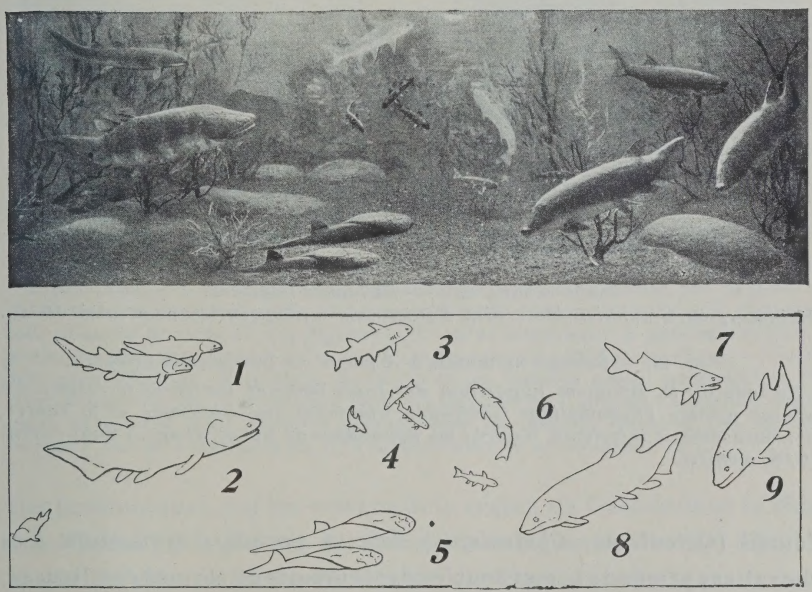
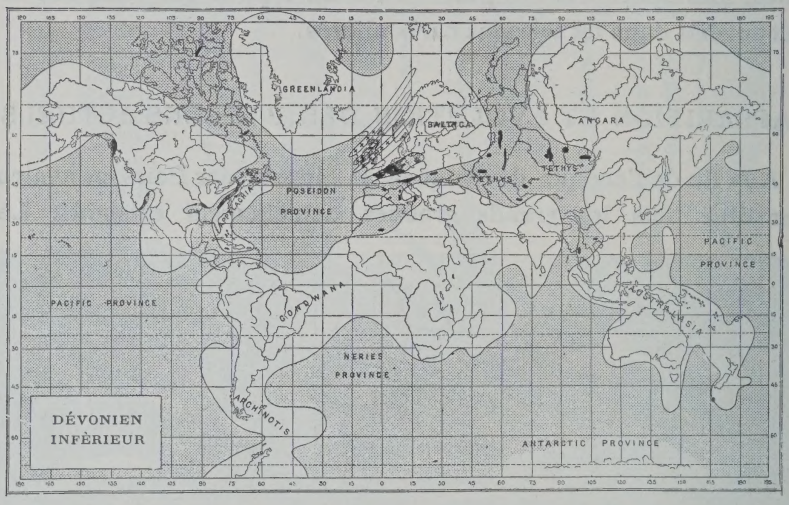


FIG 47. — Types de Poissons du vieux grès rouge d'Ecosse.

Dévonien supérieur. Ganoïdes primitifs, Requins primitifs à nageoires épineuses, Ostracodermes vivant dans les fonds, Ganoïdes à armure partielle et premiers Poissons pulmonés. — 1. Osteolepis, *Ganoïde primitif à nageoires lobées. 2.* Holoptychius, *Ganoïde à nageoires frangées. 3, 6.* Cheiracanthus, *Requin à nageoires épineuses (Acanthodien). 4.* Diplacanthus, *Requin à nageoires épineuses (Acanthodien). 5.* Coccosteus, *Arthrodire primitif. 7.* Cheirolepis, *Ganoïde primitif. 8, 9.* Dipterus, *Poisson pulmoné primitif*; Pterichthys, *Ostracoderme vivant dans les fonds, apparenté au* Bothriolepis. *Reconstitutions de* DEAN, HUSSAKOF *et* HORTER, *en partie d'après* TRAQUAIR. *Modèles du Muséum américain d'histoire naturelle.*

Arthrodires et les Ostracodermes primitifs à armure étaient près de s'éteindre. Les Requins à nageoires barbelées en étaient encore au premier stade de l'évolution que nous avons décrit plus haut ; un caractère commun à tous les représentants de cet ordre est de n'avoir jamais développé d'armure osseuse, leurs téguments ayant assuré une protection suffisante. L'armure écailleuse des véritables Ganoïdes, Poissons couverts d'un tégument ayant l'aspect de



PALÉOGÉOGRAPHIE. — Dévonien inférieur.
(*Heldebergien, Gedinnien, Hercynien, Konieprussien, d'après Schuchert, avril 1916*).

FIG. 48. — Schéma du monde à l'époque du Dévonien inférieur.

Période de la première apparition des Invertébrés et Vertébrés terrestres. Ce schéma montre l'hypothétique Gondwana, *continent sud-atlantique, et la* Thétys, *mer eurasiatique intérieure, d'après les hypothèses de* SUESS. *D'après* SCHUCHERT, *1916, modifié.*

l'émail (*Osteolepis*, *Cheirolepis*), fait sa première apparition. Ces chevaliers armés de la mer sont les descendants de formes écailleuses, qui donnèrent aussi naissance à une souche importante d'Esturgeons, d'Aiguilles de mer, d'*Amia calva* et de véritables Poissons osseux (Téléostéens), qui dominent aujourd'hui tous les autres groupes de Poissons dans les eaux douces et les eaux marines. A cette lignée se rattachent plus lointainement les premiers Poissons à respiration aérienne, premiers Poissons pulmonés (*Dipnoi*), représentés par le *Dipterus,* ainsi que les Ganoïdes à nageoires lobées ou frangées

d'où dérivent les premiers Vertébrés terrestres. Dans une seule localité de l'*Old Red Sandstone* d'Écosse, Traquair a mis à jour une série entière de ces Poissons archaïques, tels qu'ils se trouvaient dans les eaux douces et les étangs saumâtres du Dévonien supérieur (fig. 47).

Pour cette période, les premières données que nous possédions sur l'évolution du milieu terrestre ont été fournies aux paléogéographes (Schuchert) par les plissements montagneux parallèles des

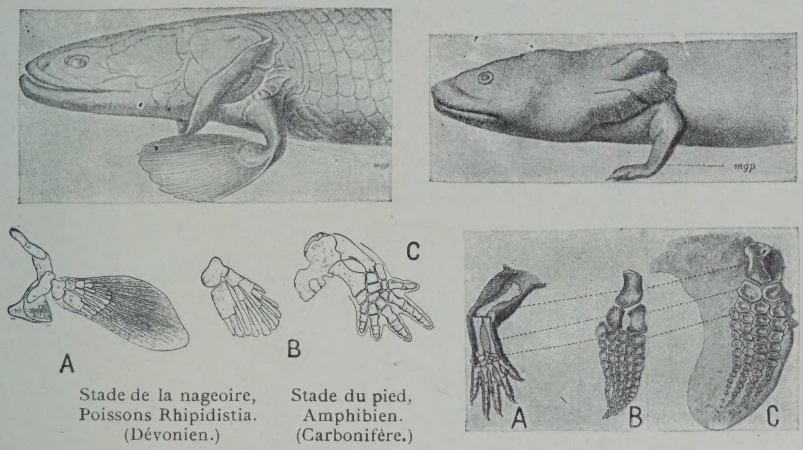


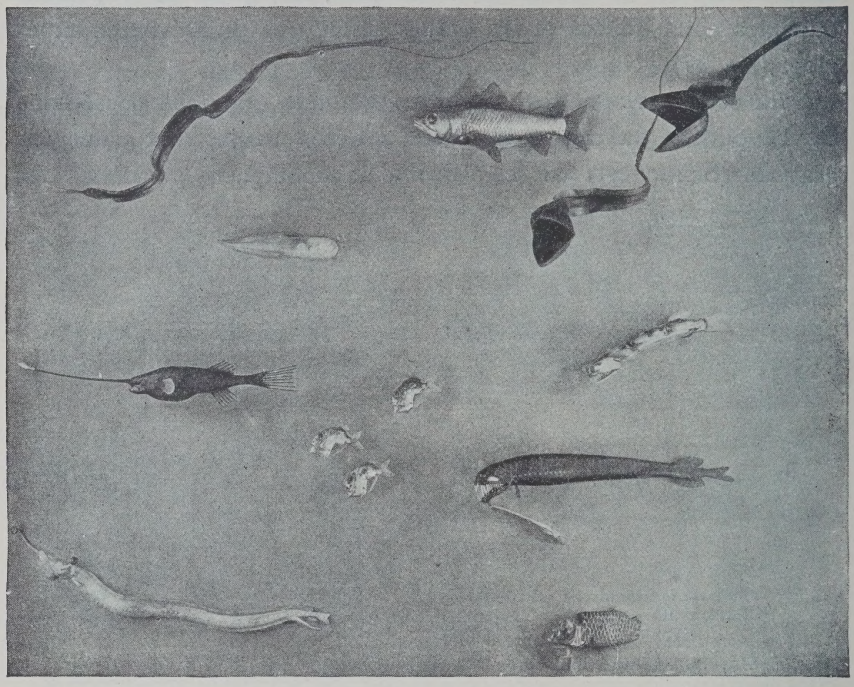
FIG. 49. — Variations dans l'adaptation des membres des Vertébrés.

Les figures supérieures montrent la transformation de la nageoire frangée d'un Poisson Crossoptérygien (en haut, à gauche) en pied d'Amphibien, par la perte de la bordure dermique frangée et le réajustement des supports cartilagineux du lobe (d'après KLAATSCH). *Les figures inférieures montrent : à gauche, l'évolution primitive théorique des os d'une nageoire frangée (A, B) chez un Poisson Crossoptérygien (du type* Rhipidistia *de* COPE) *en un membre osseux pentadactyle (C) d'un Amphibien du Carbonifère (d'après* GREGORY) *; à droite, l'évolution secondaire régressive d'un membre pentadactyle de Reptile terrestre (A) en une nageoire ou rame natatoire (B, C) d'Ichthyosaure (d'après* OSBORN).

îles Britanniques, par les volcans de la région de Gaspée dans le Nouveau-Brunswick, par les formations montagneuses du Sud-africain et par les dépressions centrales du continent eurasiatique, qui ont formé la grande mer méditerranéenne, la *Thétys* du géologue autrichien Suess. Dans les mers de cette époque, comparées à celles du Cambrien, les Trilobites sont en voie de dégénérescence ; les Brachiopodes sont relativement moins nombreux ; les Échinodermes sont représentés par les étoiles de mer fixées aux fonds ; les Requins sont abondants ; les Arthrodires sont nombreux en Allemagne.

On a cru longtemps que les Amphibiens (Batraciens) dérivaient

des *Dipnoi*, Poissons à respiration aérienne des eaux douces continentales. Cette hypothèse a été vigoureusement soutenue par Carl



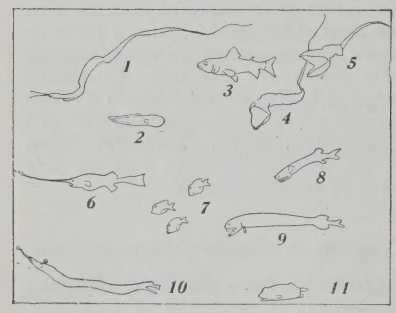


FIG. 50. — Adaptations extrêmes de la locomotion et de la luminosité chez les Poissons des mers profondes.

Adaptations extrêmes des Poissons osseux actuels dans les zones abyssales de la mer (Téléostéens). Quoiqu'un grand nombre d'ordres différents de Téléostéens soient représentés, chacun de ces types a acquis indépendamment des organes photogènes, fournissant ainsi une belle application de la loi de convergence adaptative. La forme du corps chez ces Poissons présente une grande diversité. 1. Nemichthys scolopaceus *de* RICHARDSON. *2.* Barathronus diaphanus *de* BRAUER. *3.* Neoscopelus macrolepidotus *de* JOHNSON. *4, 5.* Gastrostomus bairdi *de* GILL *et* RYDER. *6.* Gigantactis ranhœffeni *de* BRAUER. *7.* Sternoptyx diaphana *de* LOWE. *8.* Gigantura chuni *de* BRAUER. *9.* Melanostomias melanops *de* BRAUER. *10.* Stylophthalmus paradoxus *de* BRAUER. *11.* Opisthoproctus solcatus *de* VAILLANT. *D'apres les modèles du Muséum américain d'histoire naturelle.*

Gegenbaur, le promoteur de la théorie, qu'il appelait *archiptérygienne*, d'après laquelle le prototype des membres des Vertébrés terrestres était la nageoire du Poisson pulmoné australien *Ceratodus*.

Cette hypothèse, qui a été défendue chaudement et avec talent par un groupe de ses élèves, est mémorable, car elle est la dernière des grandes hypothèses relatives à l'origine des Vertébrés, qui ait été exclusivement fondée sur l'anatomie et l'embryologie comparées, au lieu de l'être sur le triple témoignage que nous fournissent ces sciences, complétées et renforcées par la paléontologie.

C'est par la découverte de types primitifs de Ganoïdes à nageoires

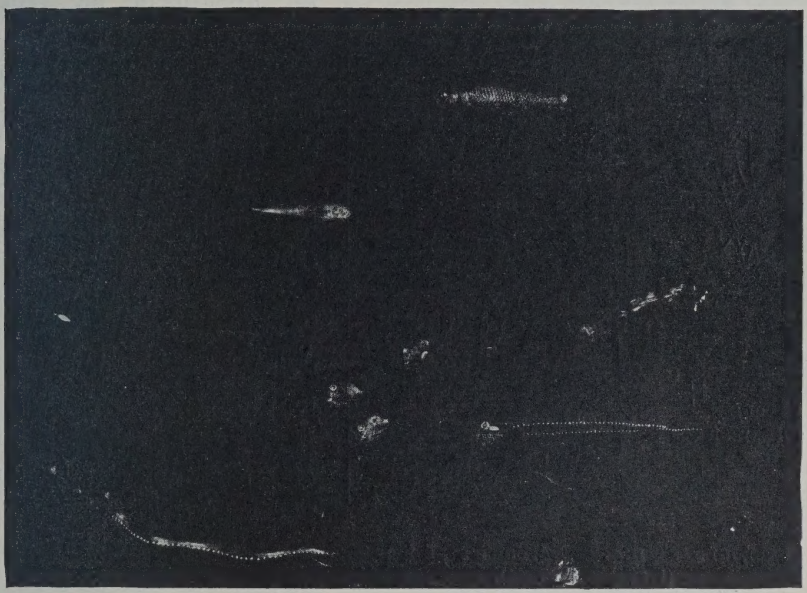


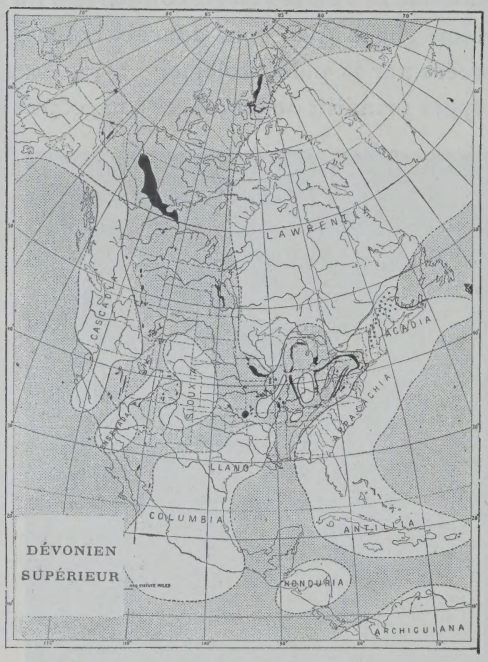
FIG. 51. — Organes photogènes.

Poissons abyssaux de la figure 50, tels qu'ils doivent se présenter dans l'obscurité des profondeurs marines. D'après les modèles du Muséum américain d'histoire naturelle.

frangées, auxquels Huxley a donné le nom approprié de Crossoptérygiens (Χροσσός, frange, constituée par des rayons dermiques, qui sont disposés autour d'un lobe formé par des baguettes cartilagineuses), que l'ascendance véritable des Amphibiens et de leurs membres a pu être déterminée. La transformation est considérée aujourd'hui comme l'effet d'un changement partiel d'adaptation, concomitant au passage de l'animal de la zone aquatique littorale dans la zone terrestre côtière, au cours duquel la nageoire motrice s'est graduellement transformée en membre propulseur. Cette transformation implique une longue période terrestre-aquatique, durant

laquelle la nageoire a été partiellement utilisée pour la locomotion sur des surfaces boueuses (fig. 51).

L'évolution parallèle, régressive, des Poissons pulmonés (*Lepidosiren*, *Gymnotus*), des Poissons à nageoires frangées (*Calamoichthys*) et des Poissons osseux (*Anguilla*), aboutissant au type final anguiforme sans nageoires, s'est produite et s'est achevée par adaptation convergente.



PALÉOGÉOGRAPHIE. — Dévonien supérieur (Genesee-Portage), *d'après Schuchert, avril 1916.*

FIG. 52 — L'Amérique du nord à l'époque dévonienne supérieure.

Pendant cette période de dépression du continent nord-américain dans sa région occidentale centrale, se produisent : la plus grande évolution des Poissons Arthrodires (Dinichthys, *etc.*) *et des Ganoïdes du Dévonien supérieur d'Écosse, la constitution de tous les grands ordres modernes de Poissons, à l'exception des Poissons osseux* (*Téléostéens*) *et l'apparition des premiers Vertébrés terrestres, les Amphibiens* (*Thinopus*). *D'après* SCHUCHERT.

Les Poissons osseux (Téléostéens), qui apparaissent pour la première fois comme groupe distinct à l'époque jurassique, reproduisent par adaptation tous les grands types morphologiques qui avaient été atteints antérieurement par les groupes plus anciens, se rapprochant plus ou moins de chacun d'eux, de telle sorte qu'il n'est pas facile de distinguer, par exemple, les Poissons-loups à armure (*Loricaria*) actuels des eaux sud-américaines de leurs prototypes du Paléozoïque primitif (*Cephalaspis*).

La plus grande spécialisation de ce grand groupe de Poissons osseux se trouve dans les formes lourdes ou agiles, habitant les grandes profondeurs de l'océan, qui sont adaptées à plusieurs tonnes de pression, à des températures dépassant à peine le point de congélation de l'eau et à l'absence totale de lumière so-

laire, absence compensée par le développement d'une grande variété d'organes photogènes, qui se développent dans les Poissons eux-mêmes ou dans leur proie.

Un autre terme de l'évolution des Poissons est la production d'électricité, fonction défensive moins efficace que l'armure osseuse, parce qu'elle n'est pas en relation avec la locomotion rapide (3). L'électricité n'est d'ailleurs dégagée, en quantité suffisante pour protéger l'organisme, que dans un petit nombre de cas. Elle se développe dans des tissus qui sont disposés parallèlement, en forme de plaques superposées, séparées par des couches égales d'un tissu conjonctif particulier, perpendiculaires à la direction de la décharge (4). Cet organe électrique est engendré par l'évolution de fibres musculaires et de tissu conjonctif ; il est innervé par des nerfs moteurs. Le principe physique de l'électrogenèse paraît devoir être la concentration d'ions dans les cellules, l'électrolyte étant probablement du chlorure de sodium. Au moment de la décharge, une membrane se formerait à la surface du groupe de plaques, qui empêcherait les anions de passer, alors que les cations la traverseraient et donneraient naissance au courant. La force électromotrice est comprise entre 4 volts chez les Mormyres (*Mormyrus*) et 250 volts chez les Gymnotes (*Gymnotus*) et consiste en une succession de décharges, dont chacune a une durée de trois millièmes de seconde.

ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DES AMPHIBIENS (BATRACIENS)

Une empreinte unique de patte tridigitale (*Tinopus antiquus*) dans les couches du Dévonien supérieur de Pennsylvanie constitue à l'heure actuelle le seul témoignage paléontologique que nous ayons d'une longue période de transition entre l'ordre des Poissons et celui des Amphibiens. La transition a demandé des milliers d'années. Elle s'est produite dans le Dévonien supérieur et peut-être même dans le Silurien supérieur. La transformation est répétée et récapitulée en quelques jours dans la métamorphose du têtard en Grenouille.

(3) Voir M. MENDELSSOHN, *Les phénomènes électriques chez les êtres vivants*, Gauthier-Villars, 1902, p. 60-72.

(4) DAHLGREN (Ulric), 1906, p. 389-398 ; 1910, p. 200.

Le principe essentiel de l'évolution des Amphibiens, premiers Vertébrés terrestres, comparée à celle des Poissons, est leur réaction aux variations du milieu. Le cycle de leur vie correspond étroitement aux changements de saisons. Ils répondent aussi aux changements séculaires du milieu dans l'évolution des types adaptés à des conditions d'extrême aridité.

Le rayonnement adaptatif des premiers Amphibiens a probablement commencé à l'époque dévonienne moyenne et s'est développé pendant toute la période des grands marais et des formations houillères du Carbonifère, qui, sur de vastes territoires, a fourni des conditions idéales pour leur évolution. Les stades de cette évolution ont été surtout bien conservés dans les assises houillères de l'Écosse, de la Saxe, de la Bohême, de l'Ohio et de la Pennsylvanie et ont été mis en lumière par les travaux de von Meyer, Owen (5), Fritsch, Cope, Credner et Moodie. Les plus anciens de ces types terrestres-aquatiques possèdent non seulement un double système respiratoire de branchies et de poumons, mais un double mécanisme moteur, constitué par les membres et par une nageoire médiane située près de la queue.

FIG. 53. — Empreinte de patte du plus ancien quadrupède qui soit connu. *Empreinte de patte du* Thinopus antiquus *de Marsh, un Amphibien du Dévonien supérieur de Pennsylvanie. Spécimen du Peabody Museum de l'Université de Yale. Photographie d'un moulage offert au Muséum américain d'histoire naturelle par le Peabody Museum.*

Dans l'état actuel de nos connaissances, les premiers Amphibiens appartenaient surtout au type à petite tête, présentant le corps allongé, les membres et la queue propulseuse des Salamandres et des Lézards modernes. Les types à grande tête et à corps court (*Amphibamus*) étaient les descendants précoces de ces formes primaires. Dans le Carbonifère supérieur et le Permien primitif, le développement des Amphibiens fut favorisé par l'exhaussement des

(5) Il importe d'ajouter à cette liste : A. Gaudry, dont les travaux sur les Amphibiens et les Reptiles des temps primaires sont célèbres. (*Note du traducteur.*)

terres et le retrait de la mer, qui distinguent la fin du Carbonifère du début du Permien. Des zones aquatiques-palustres, terrestres-aquatiques, souterraines et terrestres, les Amphibiens commencèrent à rayonner dans des habitats différents, à entrer dans diverses phases d'évolution, à reproduire ainsi les principaux types morphologiques qui avaient antérieurement pris naissance chez les Poissons et à anticiper ceux qui devaient évoluer plus tard chez les Reptiles. Parmi les caractères ancestraux des Amphibiens est une assise d'écailles superficielles, qui persistent dans certains types et paraissent dériver des écailles des Poissons à nageoires lobées, leurs ancêtres. En perdant ces écailles, la plupart des Amphibiens ont perdu la capacité de former une armure dermique osseuse.

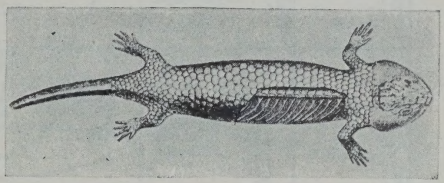


FIG. 54. — Un Amphibien primitif.
Reconstitution théorique d'un type amphibien ayant la forme d'une Salamandre, un crâne épaté et solidement plafonné, quatre membres pentadactyles, tel qu'il a pu exister dans le Dévonien supérieur. D'après FRITSCH.

Les recherches récentes faites en Amérique par Williston, Case et Moodie montrent que les Amphibiens à tête résistante (Stégocéphales) et les premiers Reptiles appartiennent surtout au Carbonifère supérieur (Pennsylvanie) et au Permien primitif. On les trouve en abondance dans les anciens sédiments des lacs, qui s'étendent aujourd'hui sur le sud-ouest des États-Unis et en Europe, sous forme de roches de couleur rougeâtre. Cette couleur rougeâtre indique qu'un climat aride a dû régner sur l'hémisphère boréal pendant la période d'expansion adaptative des Amphibiens. Ces conditions climatériques se sont maintenues pendant la plus grande partie du Permien, surtout dans l'hémisphère boréal. Dans l'hémisphère austral, il y a, au contraire, des témoignages d'une période humide et froide d'extension glaciaire, qui correspond à la disparition de l'ancienne flore Lycopode et à la naissance des Fougères (*Glossopteris*), qui apparurent simultanément dans le sud de l'Amérique, le sud de l'Afrique, l'Australie, la Tasmanie et les Indes méridionales. L'extension considérable de ces flores dans l'hémisphère austral est un des arguments en faveur de l'existence du grand continent sud-atlantique *Gondwana*, qui a constitué un vaste pont continental pour l'émigration des animaux et des végétaux et dont

l'existence a été postulée par Suess et corroborée par les travaux paléogéographiques de Schuchert. Dans le nord de l'Amérique, les glaciations de l'époque permienne paraissent avoir été exclusivement locales. Les dernières grandes mers paléozoïques disparaissent et les mers qui baignent les continents ont laissé des témoignages du déve-

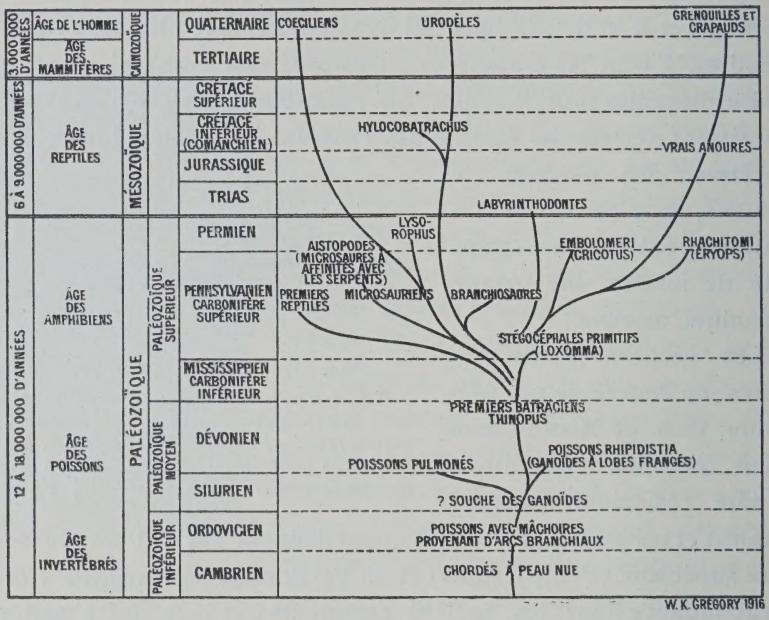


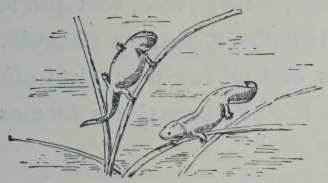
FIG. 55. — Phylogenèse des Amphibiens.

Les premiers Amphibiens, chez qui la nageoire soit transformée en membre (Thinopus), *paraissent issus, à l'époque silurienne, d'une souche de Poissons Ganoïdes, par l'intermédiaire de Ganoïdes à nageoires frangées. De ce premier groupe d'Amphibiens primitifs s'est détachée la branche des premiers ancêtres des Reptiles, celle des Amphibiens du type des Salamandres, ainsi que celle des Amphibiens sans membres ayant la forme de Serpents* (Aistopoda, *Cœciliens modernes*). *Une autre grande branche d'Amphibiens à crâne épais, les Stégocéphales, était largement répandue sur tous les continents septentrionaux aux époques permienne et triasique* (Cricotus, Eryops) *; c'est d'elle que descendent les Grenouilles et les Crapauds modernes* (*Anoures*). *Préparé pour l'auteur par* W.-K. GREGORY.

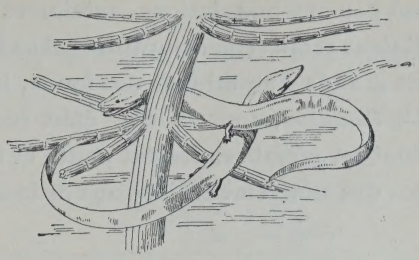
loppement des Ammonites Céphalopodes. Vers la fin du Permien, ces continents sont complètement drainés ; le long des côtes orientales de l'Amérique du nord, le soulèvement des Appalaches est accompli et la chaîne s'élève à des hauteurs qu'on évalue de cinq à huit mille mètres.

Un autre type extrême et opposé, de structure fine, est repré-

senté par les Amphibiens rapaces, qui se complaisent dans l'eau,



EUMICRERPETON
Amphibien. Carbonifère.



PTYONIUS
Amphibien. Carbonifère.

AMPHIBAMUS
Amphibien. Carbonifère.

DIPLOCAULUS
Amphibien. Permo-Carbonifère.

FIG. 56. — Principaux types d'Amphibiens de l'péoque carbonifère.

*Reconstitutions de l'*Amphibamus *terrestre à courte queue, de l'*Eumicrerpeton *salamandroïde, du* Ptyonius *à corps d'anguille et du* Diplocaulus *à grosse tête qui vivait dans les fonds. Préparé pour l'auteur par* W.-K. GREGORY *et* Richard DECKERT.

tels que le *Cricotus* agile, mû par une longue nageoire caudale, pourvu de dents tranchantes, adaptées à saisir des proies alertes. Ce type

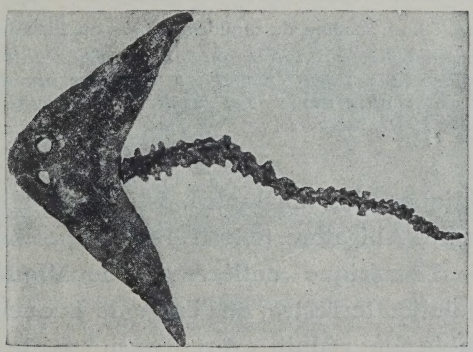
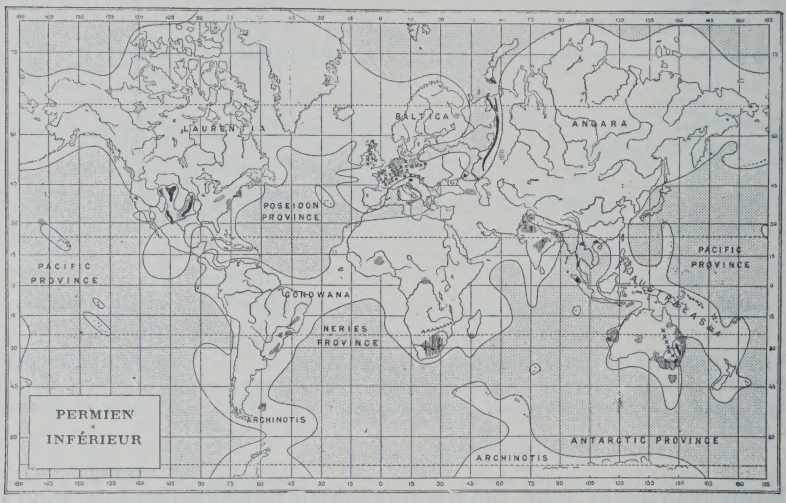


FIG. 57. — Crâne et colonne vertébrale du *Diplocaulus*.

Amphibien à tête large et résistante du Permien, dans le Texas septentrional. Spécimen du Muséum américain d'histoire naturelle (*Voir la fig.* 56).

présente une régression dans le *Lysorophus*, qui se plaît aussi dans

les fonds, anguiforme, à crâne mince, au corps allongé, qui était mû par des ondulations natatoires latérales et dont les membres étaient relativement inutilisés. Aux Poissons des fonds correspondent les grands Amphibiens des fonds, indolents, à large tête, tels que le *Diplocaulus*, dont la tête était recouverte d'une armure pesante, dont les membres étaient petits et faibles et dont le corps était mû par des mouvements latéraux de la queue. Il y avait aussi des formes



PALÉOGÉOGRAPHIE. — Permien primitif (Artinskien-Rotliegende-Autunien inférieur), époque glaciaire. *D'après Schuchert, avril 1916.*

FIG. 58. — Schéma du monde au début du Permien.

Période d'avancement glaciaire important dans la région antarctique. Les flores houillères disparaissent ; les Conifères et les Cycadées apparaissent en même temps que les Insectes plus modernes ; les Reptiles commencent à dominer. D'après SCHUCHERT, *1916, modifié.*

terrestres-aquatiques plus puissantes, lourdes, à tête longue, semblables à celles des Alligators, telles l'*Archegosaurus* d'Europe et le *Trimerorachis* d'Amérique entièrement aquatiques. Un stade extrême de l'évolution terrestre, où l'usage de la queue pour la propulsion est notablement réduit, est représenté par le *Cacops* à large tête, à corps court, dont les membres sont de taille moyenne et dont le pouvoir de préhension par les pattes est faible. Toute une série de types terrestres rayonnent à partir de ces animaux et présentent une évolution d'épines et d'armures dorsales protectrices (*Aspidosau-*

rus) ; d'autres types aboutissent à la structure de la tête pointue et des dents aiguës (*Trematops*).

L'apogée de l'âge des Amphibiens est atteint à l'époque permienne

CRICOTUS
Amphibien. Permo-Carbonifère.

CACOPS
Amphibien. Permo-Carbonifère.

ERYOPS
Amphibien. Permo-Carbonifère.

FIG. 59. — Amphibiens du Permo-Carbonifère américain.

On y trouve le Cricotus *nageant librement, le* Cacops *au corps court, l'*Eryops *à la tête résistante et toute une série d'Amphibiens terrestres. Reconstitutions préparées pour l'auteur par* W.-K. GREGORY *et* Richard DECKERT.

(fig. 58). Les formes terrestres géantes survivent encore dans le Trias.

Des témoignages de nombreuses relations intercontinentales dans

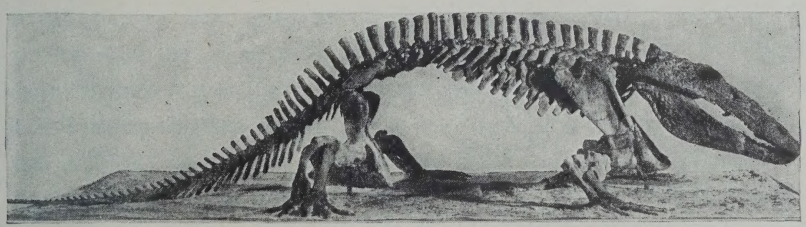


FIG. 60. — Squelette de l'*Eryops* permo-carbonifère du Texas.

Un spécimen des Amphibiens Stégocéphales, qui ont été les ancêtres des Labyrinthodontes du Trias. Modèle du Muséum américain d'histoire naturelle.

l'hémisphère boréal sont fournis par les ressemblances qui existent entre de grands Amphibiens terrestres, appartenant à des régions aussi éloignées que le Texas et le Würtemberg et dont l'évolution a produit des types labyrinthodontes semblables dans le Trias

d'Europe, de l'Amérique du nord et de l'Afrique (6). L'un des ancêtres de ces géants triasiques est le grand *Eryops* permien du Texas, à tête massive, indolent, habitant les eaux et les rivages, dont les mouvements terrestres sont commandés par des membres courts et puissants et dont les mouvements moins fréquents dans l'eau sont assurés par la queue. Cet animal peut être considéré comme un ancêtre collatéral des Labyrinthodontes. Il appartient à un type qui s'est répandu sur toute l'Europe et l'Amérique du nord et qui a persisté dans le *Metopias* du Trias.

(6) C'est A. Gaudry qui a surtout mis ce fait en lumière. (*Note du traducteur.*)

CHAPITRE VII

ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DES REPTILES ET DES OISEAUX (1)

Apparition des premières formes reptiliennes. Les Protoreptiles de l'Amérique du nord et du Sud-africain, suivis par les premiers Reptiles supérieurs, p. 170. — Origine des Mammifères. Rayonnement adaptatif des dix-huit ordres de Reptiles, p. 175. — Données et lacunes géologiques sur l'évolution des Reptiles, p. 178. — Adaptation aquatique directe et régressive des Reptiles, p. 182. — Adaptation terrestre. Dinosauriens carnivores, p. 192. — Dinosauriens herbivores. Sauropodes, p. 197. — Les Iguanodons, p. 202. — Adaptation aérienne. Ptérosauriens, p. 206. — Origine des Oiseaux, p. 206. — Hypothèses sur les causes de l'arrêt dans l'évolution des Reptiles, p. 210.

Le milieu probable, où a vécu l'ancêtre de tous les Reptiles, était un milieu chaud, terrestre, semi-aride, favorable à un système nerveux sensible, à des mouvements alertes, à une armure écailleuse, à des membres élancés, à une queue vibratile, à la préhension de la nourriture, à la fois par des dents recourbées tranchantes et par les griffes d'une patte et d'un pied pentadactyles. L'évolution des Reptiles à partir de cet ancêtre couvre une période qui est de l'ordre de 15 à 20 millions d'années ; elle est aussi étonnante et a été poussée aussi loin que l'évolution subséquente des Mammifères ; elle l'emporte beaucoup en variété sur l'évolution des Amphibiens.

(1) Pour la bibliographie française, voir chapitres V et VI, notes 1. (*Note du traducteur.*)

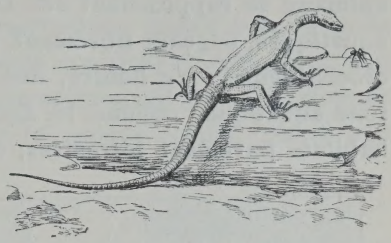
APPARITION DES PREMIÈRES FORMES REPTILIENNES, LES PROTOREPTILES DE L'AMÉRIQUE DU NORD ET DU SUD-AFRICAIN, SUIVIS PAR LES PREMIERS REPTILES SUPÉRIEURS.

Les expériences des Amphibiens dans leur adaptation aux continents permiens, dont le sol était relativement aride, avec des mares et des lagunes saisonnières, sont contemporaines des premières expériences et expansions adaptatives des Reptiles, qui ont été particulièrement favorisées à l'origine par l'aridité du milieu. D'où l'apparition à l'époque permienne de divers groupes convergents d'Amphibiens et de Reptiles, qu'il est difficile de distinguer dans leur forme extérieure. Issus d'une souche qui a produit des Amphibiens semblables aux Salamandres, les Protoreptiles appartiennent à une branche nettement divergente par la structure interne du squelette et l'anatomie du crâne. Ils sont exclusivement pulmonés et essentiellement terrestres ; leurs réactions nerveuses et leurs organes sensoriels sont très supérieurs à ceux des Amphibiens ; leur système circulatoire à température variable est beaucoup plus perfectionné. Le crâne des plus anciens Reptiles à tête massive (Cotylosaures du Texas, Pareiasaures du Sud-africain) est néanmoins très analogue à celui des Amphibiens Stégocéphales. La comparaison, os à os, de chacune de leurs parties montre leur origine commune dans le crâne des Poissons à nageoires frangées (Crossoptérygiens, fig. 49).

D'après les recherches de Cope, Williston et Case, l'expansion adaptative de la vie reptilienne dans l'Ouest américain à l'époque permienne est la suivante. On trouve d'abord une variété de formes rapides, alertes, prédatrices, qui correspondent à la phase des Poissons fusiformes et rapides. Certains de ces Reptiles (*Varanops*) ressemblent aux Lézards monitors modernes (*Varanus*) ; d'autres (*Ophiacodon* et *Theropleura*) possèdent quatre membres et quatre pieds bien développés, leur longue queue constitue un organe d'équilibre. Ces Reptiles séjournaient sur les côtes et les terres basses, ils étaient insectivores et carnivores. Le Pelycosaure *Varanops*, Reptile primitif qui ressemble à un Lézard, avec sa longue queue et ses quatre membres égaux, représente plus que tout autre Protoreptile connu (à part quelques caractères spéciaux)

un prototype général, dont les dix-huit ordres de Reptiles peuvent être issus ; par sa structure, il peut avoir été l'ancêtre des Lézards,

VARANOPS
Reptile. Permo-Carbonifère.



ARÆOSCELIS
Reptile. Permo-Carbonifère.

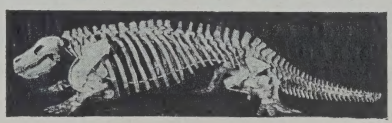
FIG. 61. — Types de Protoreptiles.

Deux types de Protoreptiles terrestres, rapides, sans défenses, du Permo-carbonifère du Texas : Varanops *et* Aræoscelis. *Le crâne et le squelette de l'*Aræoscelis *préfigurent ceux des Lézards modernes* (Lacerta) *; Williston considère l'*Aræoscelis *comme le plus proche parent connu des véritables* Squamata, *ancêtres des Lézards, des Serpents et des Mosasaures. Reconstitutions, d'après* WILLISTON, *dessinées pour l'auteur par* Richard DECKERT.

des Alligators et des Dinosauriens. Mais, dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de déterminer si les ancêtres pri-

LABIDOSAURUS
Reptile. Permo-Carbonifère.

SEYMOURIA
Reptile. Permo-Carbonifère.



DIADECTES
Reptile. Permo-Carbonifère. Reptile. Permo-Carbonifère.

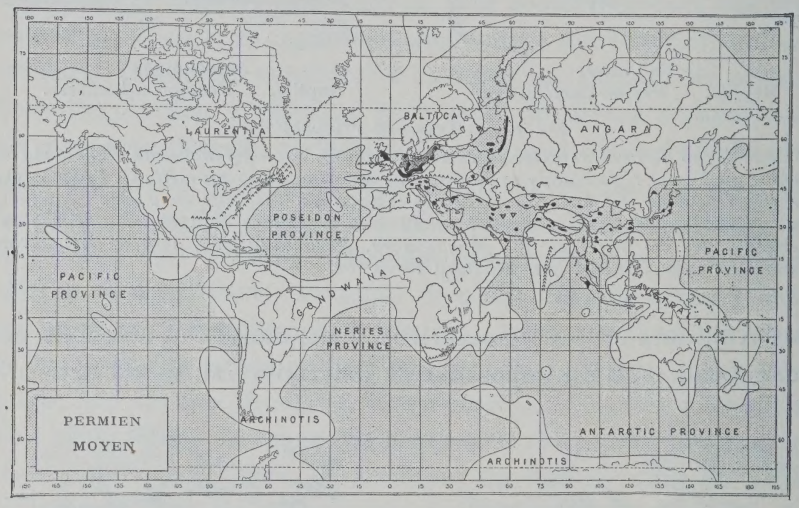
FIG. 62. — Reptiles dont le crâne forme une transition avec le crâne des Amphibiens.

Reptiles Cotylosaures, à tête massive, caractéristiques du Permo-Carbonifère du Texas sous trois formes : Labidosaurus, Seymouria *et* Diadectes ; *le dernier est un Reptile puissant qui ressemble au monstrueux* Gila *actuel. La tête du* Diadectes, *dans le modèle monté du Muséum américain d'histoire naturelle, est probablement trop inclinée sur le cou.*

Reconstitutions faites pour l'auteur par W.-K. GREGORY *et* Richard DECKERT ; Labidosaures *et* Seymouria *reconstitués surtout d'après* WILLISTON.

mitifs des divers ordres de Reptiles appartenaient à une souche unique ou à des souches multiples.

L'ordre des Cotylosaures, dont la forme ressemble à celle des Amphibiens, est très différent. Nous y trouvons, d'une part, des animaux se rapprochant des *Limnoscelis*, presque complètement aquatiques, nageant librement, à pattes en forme de rames, à tête crocodilienne ; de l'autre, des types à courte queue et de forme semi-aquatique, comme le *Labidosaurus*. Dans l'adaptation aux habitats purement terrestres, il y a quelquefois réduction de la



PALÉOGÉOGRAPHIE. — Permien moyen (Thuringien-Rechstein)
D'après Schuchert, avril 1916.

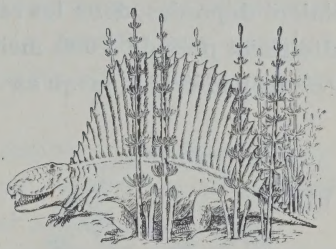
FIG. 63. — Schéma du monde à l'époque du Permien moyen.

Grande extension de la mer Baltique et de la Méditerranée eurasiatique Téthys. *Surrection des Appalaches, des Alpes européennes septentrionales et de beaucoup d'autres chaînes. D'après* SCHUCHERT, *modifié.*

longueur de la queue et progrès dans la structure des membres et des diverses formes de l'armure. Chez le *Pantylus*, les défenses apparaissent sous la forme d'ossicules cutanés osseux et de boucliers ; chez le *Chilonyx*, la partie supérieure du crâne est couverte de défenses en forme de tubercules ; le *Diadectes*, aux mouvements lents, est partiellement couvert d'une armure ; ses proportions ressemblent à celles du monstrueux *Gila* actuel ; il était probablement adapté à une vie nocturne, si l'on en juge par la grande taille de ses yeux. Les types les plus remarquables de ce groupe complexe de Reptiles du Texas permien sont les Lézards géants *Clepsydrops*,

Dimetrodon, *Edaphosaurus* de Cope, dont le dos était surmonté de longues aiguilles, animaux terrestres et carnivores. Les aiguilles sont un allongement des apophyses épineuses des vertèbres dorsales ; elles sont tantôt lisses (*Dimetrodon*), tantôt pourvues de branches transversales (*Edaphosaurus crucifer*) et supportent une puissante membrane médiane. Ces structures ont pu se développer par concurrence et sélection dans le groupe même, plutôt que

EDAPHOSAURUS
Reptile. Permo-Carbonifère.



DIMETRODON
Reptile. Permo-Carbonifère.

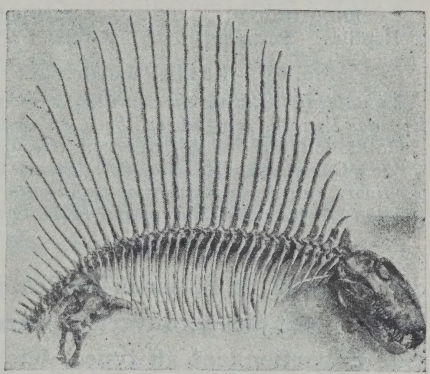


FIG. 64. — Reptiles permiens à nageoire dorsale.

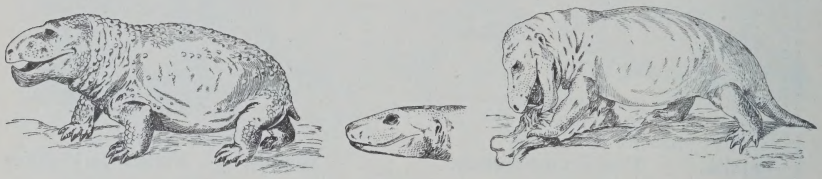
Reconstitution (figures supérieures) de Reptiles géants carnivores du Texas septentrional à l'époque permienne : Dimetrodon *à grosse tête*, Edaphosaurus crucifer, *contemporain du précédent, à tête petite. Dans chacun de ces animaux, les apophyses épineuses des vertèbres sont allongées en longues aiguilles, d'où le nom populaire de « fin-back », « dos à nageoire ». Squelette du* Dimetrodon (*figure inférieure*) *du Muséum américain d'histoire naturelle. Reconstitutions faites pour l'auteur par* W.-K. GREGORY *et* Richard DECKERT.

comme organes d'attaque ou de défense à l'égard d'autres familles de Reptiles.

Portons maintenant nos regards sur la vie permienne dans un autre grand territoire zoologique. Durant toutes les époques géologiques, surtout depuis le début du Permien, l'Afrique a été le plus stable des continents. L'évolution des Protoreptiles, telle qu'elle a pu y être suivie dans des coupes de terrain continues, depuis la base du Permien jusqu'au Trias inférieur, par Bain, Owen, Seely, Broom et Watson, s'y révèle beaucoup plus étendue et plus riche que sur le continent américain. Quoique les adaptations aient été surtout

terrestres, on découvre de grandes analogies et même de véritables parentés entre les Reptiles permo-triasiques africains et ceux de l'Amérique du nord.

Pendant que les lacs et les lagunes desséchés de l'aride Amérique septentrionale ensevelissaient la vie des temps permiens et triasiques, des couches, formées principalement par de l'argile schisteuse et du calcaire de plaines submergées et de deltas en formation, étaient déposées, dans les séries du Karroo, sur des épaisseurs qui atteignent près de 3 000 mètres et pendant des durées qui vont du Permien inférieur jusqu'au Trias supérieur. Jusqu'à 1909, vingt-



ENDOTHIODON Reptile. Permien. ICTIDOPSIS Reptile. Trias. CYNOGNATHUS Reptile. Trias.

FIG. 65. — Reptiles sud-africains ressemblant à des Mammifères.

La stabilité relative du continent africain a été favorable à la première évolution des Reptiles à membres libres, les Anomodontes, qui comprennent le puissant Endothiodon, *aux mâchoires recouvertes de corne comme celles des Tortues, ainsi qu'aux Cynodontes (Reptiles aux dents de Chien), qui comprennent le* Cynognathus, *carnivore aux dents puissantes apparenté aux ancêtres des Mammifères. Reconstitutions faites pour l'auteur par* M.-K. GREGORY *et* Richard DECKERT.

deux espèces de Poissons fossiles, pour la plupart des Ganoïdes du Trias, y ont été découvertes. Onze espèces d'Amphibiens mises à jour appartiennent au type à tête massive (Stégocéphales) et présentent une ressemblance morphologique générale avec ceux de même époque trouvés en Europe. Cent quinze espèces de Reptiles du Permien inférieur et moyen comprennent : des Pareiasaures à tête massives — grands Reptiles herbivores aux membres massifs, à tête et corps arrondis, — qui sont apparentés aux Cotylosaures du Permo-carbonifère américain ; des Dromosaures agiles, semblables aux Lézards du Texas permien, pourvus de larges orbites oculaires et adaptés à la course et à des mouvements rapides ; des Reptiles thérocéphales, ainsi nommés pour la ressemblance de leur crâne avec celui des Mammifères ; des Gorganopsiens, et beaucoup d'autres Reptiles prédateurs, aux membres élancés, aux canines aiguës. Les Reptiles prédateurs géants de l'époque sont les Dinocéphales (δεινός,

terrible), animaux très massifs, dont le dos est fortement arqué, le front large et proéminent, les mâchoires courtes et larges, munies de dents marginales. Ils sont surpassés dans leur taille par les Anomodontes (dents disposées sans loi), dont le crâne mesure de quelques centimètres à un mètre de longueur et dont les mâchoires édentées sont entourées d'une gaine en corne et armées d'un bec comme celles des Tortues. Nous avons là à peu près tous les types : animaux petits et grands, herbivores, omnivores, et carnivores, dentés, édentés et à bec en corne, agiles et lourds, sans armure, à armure partielle ; il ne manque que le type lourd à armure complète, pour constituer un ensemble parfait.

Dans le Permien supérieur, la faune comprend des Pareiasaures et des Garganopsiens, qui ressemblent à un grand groupe de Reptiles de même époque découvert en Russie par Amalitzky.

Dans le Trias inférieur et moyen apparaissent les derniers et les plus spécialisés des Anomodontes à bec, en même temps que les survivants dégénérés (*Procolophon*) d'un ordre très ancien à tête massive (Pareiasaures du Sud-africain, Cotylosaures du Texas). On y trouve aussi des Cynodontes, les Reptiles connus les plus rapprochés des Mammifères. On rencontre enfin dans le Trias supérieur du Sud-africain des Dinosauriens carnivores, ainsi que des Phytosaures, dont la forme ressemble à celle des Crocodiles (fig. 70) et qui sont apparentés à ceux de l'Europe et de l'Amérique du nord.

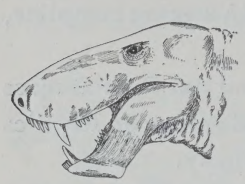
ORIGINE DES MAMMIFÈRES. RAYONNEMENT ADAPTATIF DES DIX-HUIT ORDRES DE REPTILES

Les types les plus intéressants de cette société si complexe des Reptiles du Sud-africain sont les remarquables Reptiles protomammifères (Cynodontes, Thériodontes), dont s'est détachée la souche de nos ancêtres mammifères les plus reculés. Il y a là un nouvel exemple du progrès des connaissances paléontologiques sur les théories purement anatomiques ; car les données anatomiques avaient conduit autrefois des savants comme Huxley à dériver directement les Mammifères des Amphibiens.

Une question se pose aussitôt : pourquoi cet ordre de Reptiles a-t-il été particulièrement apte à devenir la souche ancestrale des Mammifères ? On peut en donner plusieurs raisons évidentes.

D'abord ces Protomammifères sud-africains de grande et de petite taille dénotent une évolution exceptionnelle des quatre membres, qui leur a permis de se déplacer assez rapidement et par suite d'émigrer facilement, aptitudes qui sont en relation avec le progrès de l'intelligence.

Un autre caractère important, favorable à ce progrès, est l'adaptation des dents à une nourriture variée, animale et végétale, qui est propice au développement et à la différenciation des facultés d'observation et de discrimination. Cette adaptation est dans une certaine mesure une anticipation de l'évolution des Mammifères ; car les autres Reptiles se distinguent d'une façon générale par un arrêt et une inertie singulière du développement des dents. La spécialisation rapide des dents est un des caractères principaux de l'histoire des Mammifères, qui témoigne d'une progression ininterrompue de la structure dentaire, concomitante à une spécialisation des organes gustatifs.



SCYMNOGNATHUS
Reptile. Permien.

FIG. 66. — Un Reptile Cynodonte sud-africain. *Tête d'un Cynodonte (Reptile à dents de Chien) sud-africain, apparenté aux ancêtres des Mammifères. Reconstitution faite pour l'auteur par* W.-K. GREGORY *et* Richard DECKERT.

De plus grande importance, par son action sur l'évolution cérébrale des Protomammifères, est la régulation de la température interne, le passage de la température variable des Reptiles écailleux (dits à sang froid) à la température constante des Mammifères (dits à sang chaud), au cours de transformations qui ont abouti à la division du cœur en quatre cavités et à la séparation complète de la circulation artérielle et de la circulation veineuse. Ces transformations ont pu commencer à se produire chez certains Cynodontes. La régulation et l'élévation de la température sont favorables à l'évolution du système nerveux, mais n'ont aucune influence sur l'évolution mécanique.

En tant que mécanismes moteurs, les Reptiles à température variable témoignent d'une plasticité et d'une variété aussi grande, sinon supérieure à celles des Mammifères. Le développement de l'intelligence ne contribue pas non plus, comme nous le verrons, au développement mécanique.

Si nous examinons les origines et le rayonnement adaptatif des

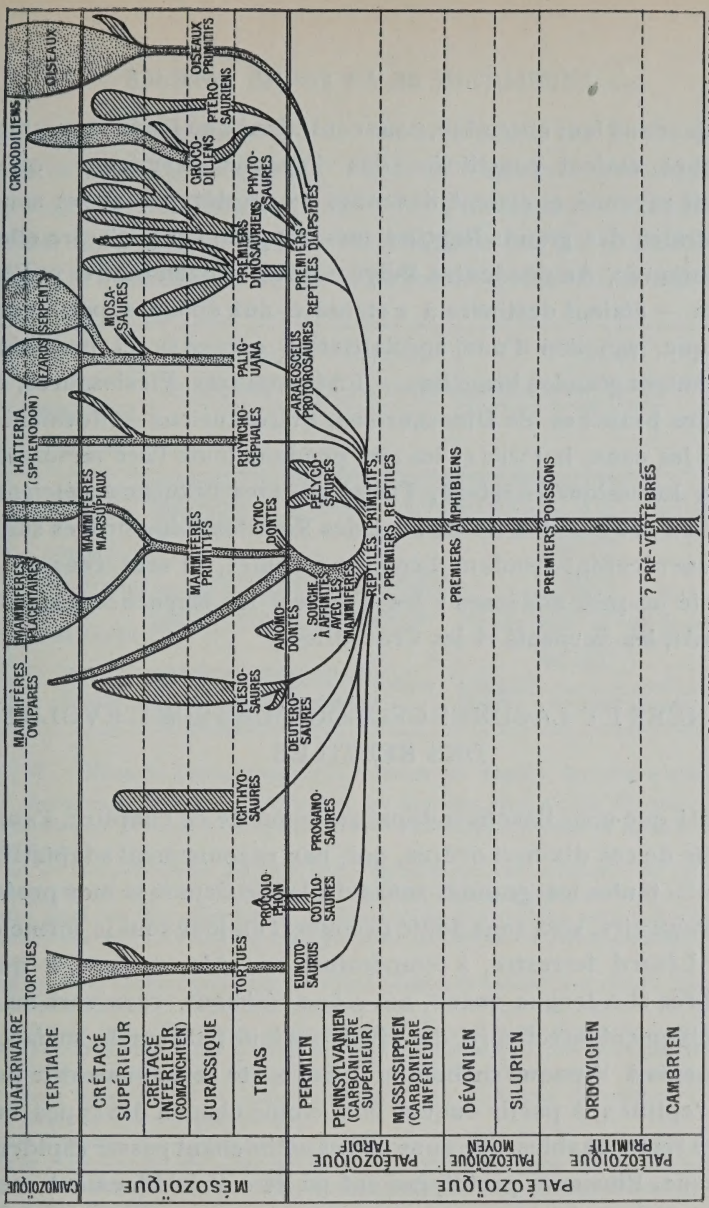


FIG. 67. — Origine et rayonnement adaptatif des Reptiles.

Les Reptiles apparaissent dans le Carbonifère supérieur et le Permien inférieur et rayonnent en dix-huit ordres différents, dont trois — Cotylosaures, Anomodontes et Pelycosaures — atteignent leur pleine évolution dans le Permien et le Trias, puis s'éteignent. Six autres ordres — Ichthyosaures, Plésiosaures, Dinosauriens, Phytosaures, Ptérosauriens et Tortues — font leur apparition dans le Trias Cinq ordres — Ichthyosaures, Plésiosaures, Mosasaures, Dinosauriens et Ptérosauriens — dominent le Crétacé, puis s'éteignent brusquement à la fin de cette période, alors que survivent cinq ordres modernes : Chéloniens (Tortues aquatiques et terrestres), Rhynchocéphales (Hatteria), *Sauriens* (*Lézards*), *Ophidiens* (*Serpents*) *et Crocodiliens* (*Crocodiles*). *Les grandes dynasties reptiliennes paraissent s'étendre sur toute l'ère mésozoïque, évaluée à dix millions d'années, et comprenant les périodes triasique, jurassique et crétacée. Préparé pour l'auteur par* W.-K. GREGORY.

Reptiles dans leur ensemble, nous constatons que leurs dix premières branches étaient constituées dès l'époque permienne, qu'elles avaient rayonné et étaient devenues les prototypes et les souches ancestrales des grands Reptiles mésozoïques. Cinq d'entre elles — Cotylosaures, Anomodontes, Pélycosaures, Proganosaures et Phytosaures — étaient destinées à s'éteindre aux époques permienne et triasique, sanction d'une spécialisation excessive et prématurée. Cinq autres grandes branches — Ichthyosaures, Plésiosaures, deux grandes branches de Dinosauriens, Ptérosauriens — devaient dominer les eaux, la terre et les airs pendant toute l'ère mésozoïque : Trias, Jurassique, Crétacé. Treize grandes branches s'éteignirent avant ou peu avant la fin de l'âge des Reptiles. Cinq ordres sur dix-huit survécurent pendant l'époque tertiaire, ce sont ceux qui ont persisté jusqu'à nos jours : les Tortues, les Rhynchocéphales, les Lézards, les Serpents et les Crocodiles.

DONNÉES ET LACUNES GÉOLOGIQUES SUR L'ÉVOLUTION DES REPTILES

Ainsi que nous l'avons indiqué au début de ce chapitre, l'ancêtre Reptile de ces dix-huit ordres, qui, par rayonnement adaptatif, ont conquis toutes les grandes zones de la vie depuis la mer profonde jusqu'aux airs, sera sans doute découvert un jour sous la forme d'un petit Lézard terrestre, à température variable, ovipare, à quatre membres et à longue queue, au crâne résistant, carnivore ou plus probablement insectivore, qui vivait quelque part sur la surface des continents à l'époque carbonifère. Tel a été certainement le prototype reptilien, à partir duquel ont évolué chacun des types mécaniques remarquables, que nous allons maintenant passer rapidement en revue. Plusieurs prototypes ont pu être théoriquement reconstitués par des méthodes qui ont été clairement énoncées pour la première fois par Huxley en 1880, et plus d'une fois les découvertes ont confirmé ces reconstitutions théoriques.

Les premières données géologiques de toute cette évolution ont été fournies par les fossiles permiens terrestres et terrestres-aquatiques de l'Amérique du nord, de l'Europe et de l'Afrique, que nous venons de décrire. Dans le Trias, nous trouvons une série de témoignages sur la vie terrestre et fluviale de l'Amérique du nord,

de l'Europe et de l'Afrique et des indications sur la vie marine primitive de l'Amérique du nord. A l'époque jurassique, les sédiments, déposés dans les fonds des grandes mers continentales intérieures, nous ont fourni des données sur la seconde faune marine des Plésiosaures et des Ichthyosaures des continents nord-

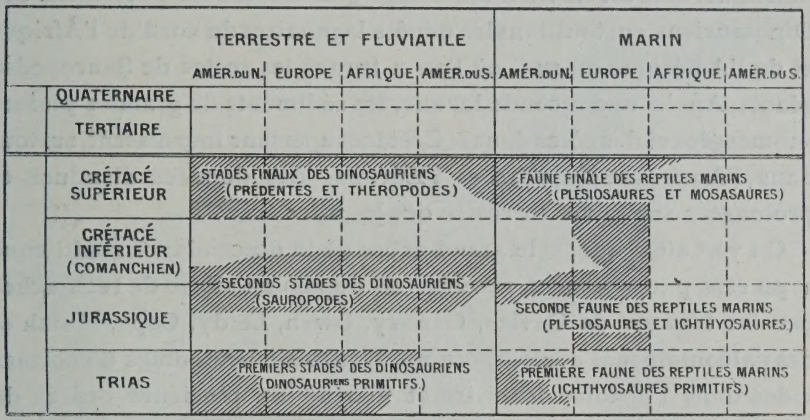


FIG. 68. — Données géologiques sur l'évolution des Reptiles terrestres et marins.

Les surfaces hachurées représentent les données géologiques fournies par les fossiles découverts dans les anciens habitats terrestres, fluviaux *et* marins *des deux hémisphères.*

Trias. — *Les premières données sont fournies par les sédiments de l'Amérique du Nord, de l'Europe et de l'Afrique. Pendant l'époque triasique apparaissent le* premier stade des Dinosauriens *et quelques-unes des formes semi-aquatiques des régions fluviales; les* Ichthyosaures primitifs *étaient alors pleinement adaptés à la vie marine.*

Jurassique et Crétacé inférieur. — *Vient ensuite la* seconde ère reptilienne marine *dans le Jurassique et le Crétacé inférieur de l'Amérique du Nord et de l'Europe. Les restes de ces animaux se trouvent dans les sédiments des eaux marines profondes et néritiques. Une grande donnée est constituée par le* second stade des Dinosauriens, *comprenant les Dinosauriens terrestres* Sauropodes, *trouvés dans le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur de l'Amérique du nord, de l'Europe, de l'Afrique et d'Amérique du sud.*

Crétacé supérieur. — *Puis vient un long intervalle, suivi du* stade final des Dinosauriens *et de données étendues sur la vie reptilienne terrestre du Crétacé supérieur, surtout dans l'Amérique du nord. Le* stade final de la faune reptilienne marine *est de la même époque.*

Diagramme établi par l'auteur.

américains et européens. L'histoire de l'évolution pélagique des Reptiles se continue, avec quelques interruptions dans le Crétacé inférieur, par le stade final des Plésiosaures et des Mosasaures marins du Crétacé supérieur.

En même temps la vie reptilienne continentale se poursuit et nous est révélée dans les dépôts terrestres et fluviaux du Trias par les

premiers types de l'évolution terrestre des Dinosauriens, les types primitifs de l'évolution fluviale des Crocodiles et les types finaux des Amphibiens et des Protoreptiles terrestres. Puis vient une longue lacune, jusqu'à la fin du Jurassique et le commencement du Crétacé, pendant laquelle la vie continentale est complètement inconnue. Elle est suivie d'un second grand stade de l'évolution des Dinosauriens, surtout dans les dépôts lagunaires du nord de l'Afrique et de l'Amérique du sud, où l'on a trouvé les restes de Sauropodes géants. Après une seconde lacune, les sédiments de grandes plaines submergées et des côtes dans le Crétacé supérieur fournissent, surtout dans l'Amérique du nord et l'Europe, des données étendues et prolongées sur la vie terrestre des Reptiles.

On voit ainsi que, si le grand arbre de la descendance reptilienne a pu être partiellement reconstitué depuis un siècle de recherches par les travaux de Cuvier, Gaudry, Owen, Leidy, Cope, Marsh et des paléontologues contemporains, il subsiste néanmoins d'énormes vides dans l'histoire terrestre et marine de plusieurs ordres de Reptiles, qui seront à remplir par de futures explorations. L'histoire fossile des continents et des mers se construit ainsi pièce à pièce par les découvertes qui sont faites dans les sédiments et par les relations qu'il est possible d'établir, non sans lacunes, entre des formes qui ont émigré à des distances considérables, telles que celles des Dinosauriens terrestres et des Ichthyosaures, des Plésiosaures et des Mosasaures marins. Un grand nombre de ces Reptiles erraient sur tous les continents et dans toutes les mers. En général, les conditions géologiques les plus favorables à la conservation des fossiles sont celles des plaines submergées, des marécages, où les crues et les charriages des saisons pluvieuses ont rapidement enseveli les restes des animaux, qui ont été déposés sur le sol ou dans les petits étangs pendant les saisons plus sèches.

L'histoire de l'évolution nous est racontée par les fossiles ainsi ensevelis dans les territoires submergés de l'Afrique du sud ; elle se continue dans les dépôts des anciens rivages et des anciennes lagunes d'autres parties du monde, ainsi que dans les fossiles des vastes plaines du Trias et du Crétacé américains, dont les submersions ont été intermittentes et prennent fin avec les dépôts du grand delta du Crétacé supérieur, qui se trouve à l'est de la chaîne actuelle des montagnes Rocheuses. Les sédiments moins étendus

des lacs desséchés et des lagunes, comme ceux des argiles schisteuses et des calcaires permiens et triasiques du Texas, renferment un grand nombre de formes de vie terrestre. Des données sur l'évolution de la vie aquatique fluviale et marine, à la même époque, sont fournies par des animaux qui sont morts à la surface et se sont

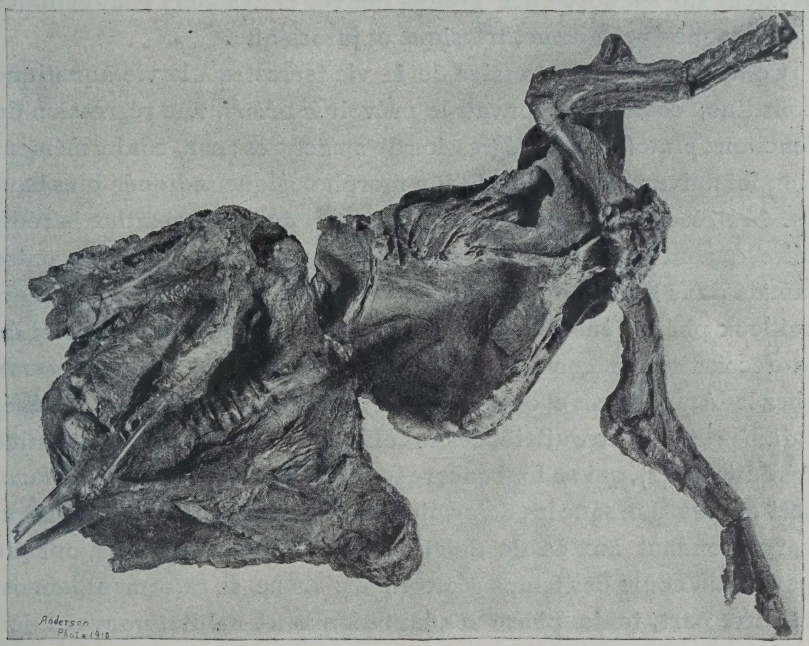


FIG. 69. — Fin de l'âge des Reptiles. Fragment enseveli dans une ancienne plaine submergée.

Dinosaurien Iguanodon reposant sur le dos, dont les impressions tégumentaires ont été conservées, « Dinosaurien momie » Trachodon, *trouvé dans les sédiments des anciennes plaines submergées du Converse County, Wyoming (Crétacé supérieur). Grâce aux dessiccations des saisons arides, les plis de la peau et les impressions ont été conservés sur la plus grande partie du corps et des membres. Découvert par* STERNBERG. *Spécimen monté du Muséum américain d'histoire naturelle.*

enfoncés dans la vase calcaire des mers continentales triasiques, jurassiques et crétacées. Nous ne trouvons une histoire presque continue et ininterrompue des formes successives de la vie continentale que dans les terrains tertiaires de la région des montagnes Rocheuses, parmi les Mammifères ensevelis dans les anciennes plaines submergées, dans les lits de cendres volcaniques, dans les lagunes et plus rarement dans les dépôts littoraux.

ADAPTATION AQUATIQUE DIRECTE ET RÉGRESSIVE DES REPTILES

Du rayonnement terrestre des Reptiles permiens, nous passons au développement de l'adaptation aquatique chez les Reptiles, qui vivaient sur les bords des grands fleuves et des mers continentales aux époques permienne, triasique et jurassique.

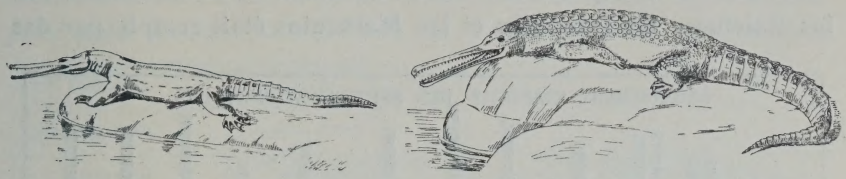
Cette adaptation régressive de la vie terrestre à la vie aquatique constitue, comme on pouvait le prévoir *a priori*, une régression de fonctions plutôt qu'une régression de structures ; car, conformément à la loi universelle de l'évolution morphologique indiquée plus haut (p. 144), les anciens caractères adaptatifs de la chromatine héréditaire, qui ont une fois disparu, ne réapparaissent plus. On ne rencontre jamais dans l'évolution spécifique de processus analogue aux merveilleux phénomènes de régénération individuelle, comme celui de la reconstitution complète d'un membre amputé, qu'on observe chez les Amphibiens et chez d'autres Vertébrés primitifs. Ces régénérations peuvent être attribuées aux effets persistants de la chromatine héréditaire (2), qui se font encore sentir dans les cellules des surfaces sectionnées. Lorsque les déterminants de la chromatine héréditaire, correspondant aux os de doigts distincts ou de phalanges, ont été perdus au cours des temps géologiques, ils ne se reforment jamais. D'autre part, toute phase d'adaptation à un habitat nouveau doit débuter avec les restes de la chromatine héréditaire, qui ont été appauvris dans l'habitat précédent. Lors du retour à l'habitat ancien, il y a nécessairement *réadaptation* des parties qui subsistent. C'est ainsi que les Reptiles terrestres, retournant dans la zone aquatique de leurs ancêtres Amphibiens, ne peuvent pas reprendre les caractères amphibies qui ont été perdus.

Ce principe absolu des évolutions régressives est partiellement illustré (fig. 49) par le passage du pied des Reptiles terrestres à la nageoire des Reptiles aquatiques ; il l'est aussi clairement par le passage de l'aile de l'Oiseau volatile à la nageoire de l'Oiseau nageant (fig. 103).

On constate le retour à la vie aquatique dans non moins de onze parmi les dix-huit ordres de Reptiles ; cette évolution s'est produite

(2) Hypothèse douteuse : voir plus haut, p. 87, note 37. (*Note du traducteur.*)

comme l'évolution directe des Poissons et Amphibiens, mais en sens inverse, dans un lent et long passage de la phase terrestre à la phase



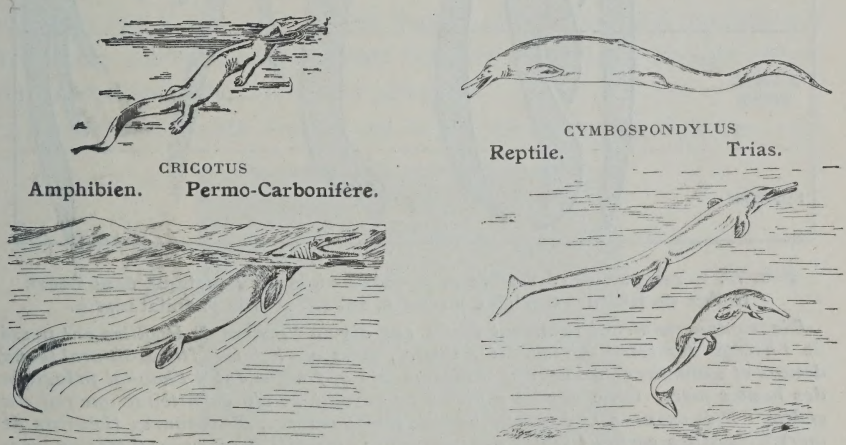
CHAMPSOSAURUS
Reptile. Crétacé supérieur.

RHYTIDODON
Reptile. Trias.

FIG. 70. — Reptiles abandonnant un habitat terrestre pour un habitat aquatique. Débuts de l'adaptation aquatique.

Les types fluvio-littoraux évoluent indépendamment dans le Trias (Rhytidodon, *un Phytosaure*) *et dans le Crétacé supérieur* (Champsosaurus). *Ces animaux appartiennent à deux ordres extrêmement différents de Reptiles, et ne sont ni l'un ni l'autre apparentés aux Alligators et aux Crocodiles. Leur adaptation est convergente avec celle des Gavials et Crocodiles modernes. Reconstitutions faites pour l'auteur par* W.-K. GREGORY *et* Richard DECKERT.

fluvio-littorale, par l'intermédiaire de phases palustres et marécageuses, puis de la phase fluvio-littorale à la phase littorale-marine ;



CRICOTUS
Amphibien. Permo-Carbonifère.

CYMBOSPONDYLUS
Reptile. Trias.

TYLOSAURUS
Reptile. Crétacé.

GEOSAURUS
Reptile. Jurassique.

FIG. 71. — Adaptation aquatique convergente, sous des formes allongées, fusiformes, dans quatre ordres différents d'Amphibiens et de Reptiles.

Évolution convergente, indépendante, de quatre types aquatiques, au corps allongé, aux mouvements rapides, nageant librement et vivant à la surface, dont les nageoires et les membres faisaient office d'avirons : Cricotus, *un Amphibien ;* Tylosaurus, *un Mosasaure du Crétacé supérieur ;* Geosaurus, *un Crocodilien jurassique ;* Cymbospondylus, *un Ichthyosaure triasique. Un type fusiforme tout à fait similaire évolue parmi les Mammifères chez les Cétacés de l'Eocène* (*p. 238*). *Reconstitutions préparées pour l'auteur par* W.-K. GREGORY *et* Richard DECKERT.

six ordres de Reptiles ont fini par atteindre indépendamment la phase pélagique de haute mer.

Le rôle tenu aujourd'hui dans l'économie de la vie marine par les Baleines, les Dauphins et les Marsouins était rempli par des

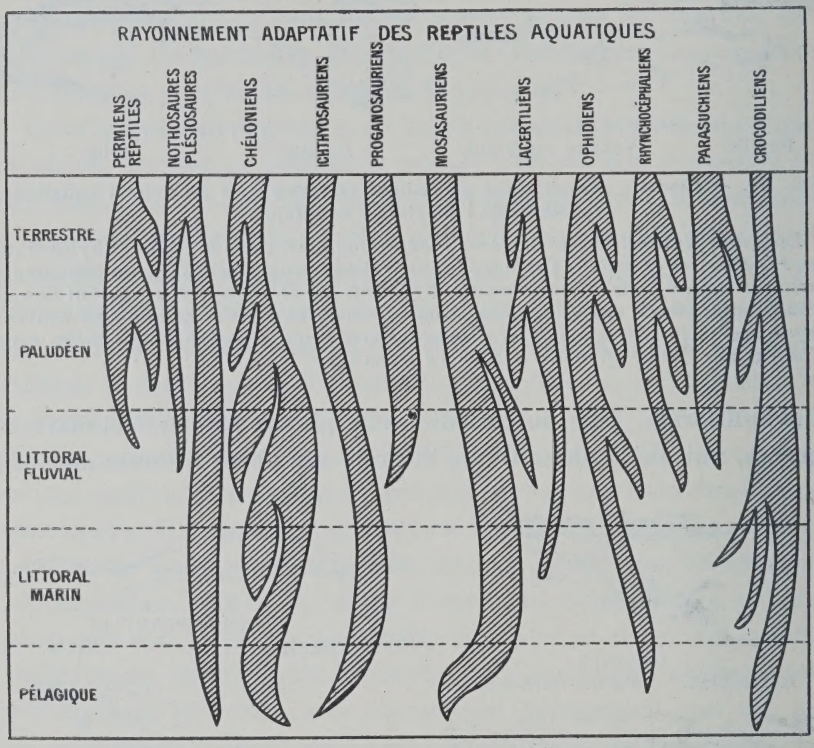


FIG. 72. — Adaptation régressive indépendante à la vie aquatique dans douze ordres de Reptiles d'origine terrestre, qui ont abordé l'habitat marin.

Diagramme montrant comment douze sur dix-huit ordres de Reptiles ont passé de l'habitat terrestre à l'habitat palustre, puis à l'habitat fluvio-littoral (eaux douces et saumâtres), à l'habitat littoral marin et finalement à l'habitat pélagique des hautes mers. Cette dernière phase de l'évolution n'a été atteinte que par six ordres : Plésiosaures, Chéloniens marins, Ichthyosaures, Mosasaures (Lézards de mer), Crocodiles, certains Ophidiens (véritables Serpents de mer rencontrés au large de l'océan Indien). Neuf ordres de Reptiles ont produit non seulement une, mais de deux à cinq branches indépendantes recherchant la vie aquatique ; six d'entre eux ont atteint indépendamment la phase complète de la vie pélagique de haute mer.

familles de Plésiosaures, d'Ichthyosaures, de Mosasaures, de Serpents et de Crocodiles, qui florissaient tous dans la haute mer avec des familles de Tortues, les seuls Reptiles de haute mer survivants. En outre, dans les adaptations alternées à la vie terrestre et marine, qui prévalurent pendant les deux millions d'années de la fin du

Paléozoïque et du Mésozoïque, des familles d'ordres reptiliens actuels recherchèrent plus d'une fois une existence marine et donnèrent naissance à de nombreuses branches latérales de la souche principale. Les adaptations à la vie marine ont été spécialement

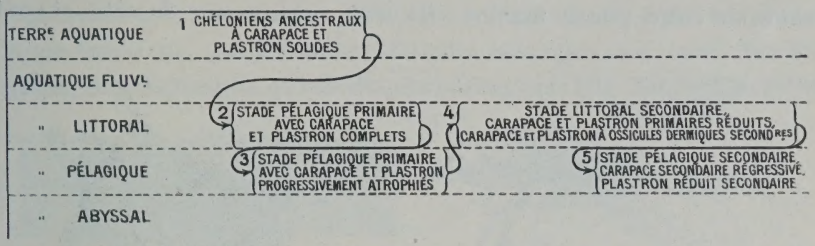


FIG. 73. — Chéloniens. Diagramme illustrant les migrations alternées des Sphargides ancestrales, Tortues à carapace en cuir.

La théorie de Dollo est que ces animaux ont pour origine des formes terrestres à carapace osseuse et qu'ils sont passés de l'habitat terrestre aquatique à l'habitat littoral, puis à l'habitat pélagique, où cette carapace, n'ayant plus d'objet, s'est peu à peu atrophiée. Après une existence marine pélagique prolongée, ces animaux sont retournés à l'habitat littoral et ont acquis une nouvelle armure d'ossicules dermiques arrondis, qui se sont développés sur les boucliers dorsaux et ventraux. L'animal (Sphargis) *a repris finalement, pour la seconde fois, une existence pélagique, pendant laquelle les ossicules dermiques tendent de nouveau à disparaître.*

étudiées par Fraas. On observe encore aujourd'hui des tendances à l'invasion marine dans plusieurs familles survivantes de Lézards et de Crocodiles qui habitent les côtes.

Plus remarquable encore est la loi d'adaptation alternée, qui

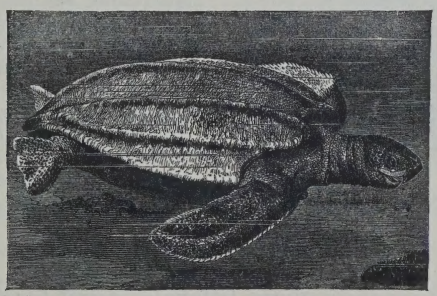
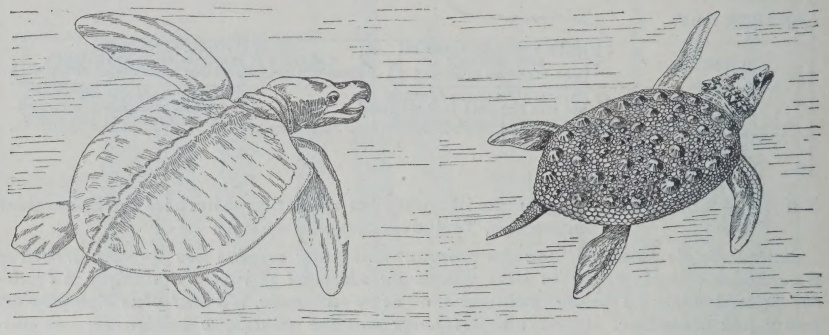


FIG. 74. — Le Chélonien moderne *Sphargis*, Tortue dite à « dos de cuir ».

Sous cette forme la solide armure, adaptée à une existence terrestre antérieure, a été remplacée par un bouclier en cuir, où sont incrustés de petits ossicules polygonaux. D'après LYDEKKER.

a été brillamment développée par Louis Dollo. Elle s'applique hypothétiquement à un type extrêmement spécialisé de Tortues de mer, les Sphargides, Tortues dites à « dos de cuir ». On pense qu'après une longue période d'évolution primaire terrestre, pen-

dant laquelle les ancêtres de ces Tortues ont acquis une solide carapace osseuse comme instrument de défense terrestre, ils sont passés, après diverses transitions, à une première phase marine, où ils ont graduellement perdu leur première armure osseuse. A la suite de cette phase marine, ils sont revenus sur la côte et sont



ARCHÉLON
Reptile. Crétacé supérieur.

PLACOCHELYS
Reptile. Trias.

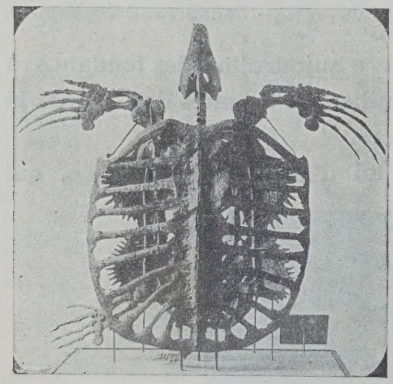


FIG. 75. — Chéloniens terrestres à armure, émigrant en mer et perdant leur armure.

En haut : évolution convergente ou analogue, dans les mers intérieures, du Chélonien Archélon *(d'après* WILLISTON*), qui se meut au moyen de palettes, Tortue gigantesque des mers continentales de l'Amérique du nord à l'époque du Crétacé supérieur ; et du* Placochelys *(en partie d'après* JACKEL*), un Reptile triasique appartenant à l'ordre complètement distinct des Placodontes.*

*En bas : squelette de l'*Archelon*, où l'on observe que l'armure osseuse de la carapace a en grande partie disparu, laissant voir les côtes. Spécimen du Peabody Muséum à l'Université de Yale. D'après* WIELAND.

entrés dans une seconde phase littorale, aussi longue que la précédente, au cours de laquelle ils ont développé une seconde armure osseuse, tout à fait différente de la première dans son dessin et son modèle.

Des descendants de ces types secondaires à armure, vivant sur les côtes, ont de nouveau recherché la mer et sont entrés dans une seconde phase marine pélagique, au cours de laquelle ils ont perdu la plus grande partie de leur seconde armure et acquis la carapace

actuelle en cuir, d'où dérive le nom populaire de « dos de cuir » (3).

La loi de l'adaptation aquatique régressive est très brillamment illustrée par les Ichthyosaures, dont l'anatomie interne porte clairement inscrites les traces d'une vie terrestre ancestrale ; l'adaptation régressive à la vie marine pélagique a produit un type morphologique extérieur, qui présente d'étroites analogies avec celui des Requins, des Marsouins et des Requins-Dauphins (fig. 37). Ces Reptiles

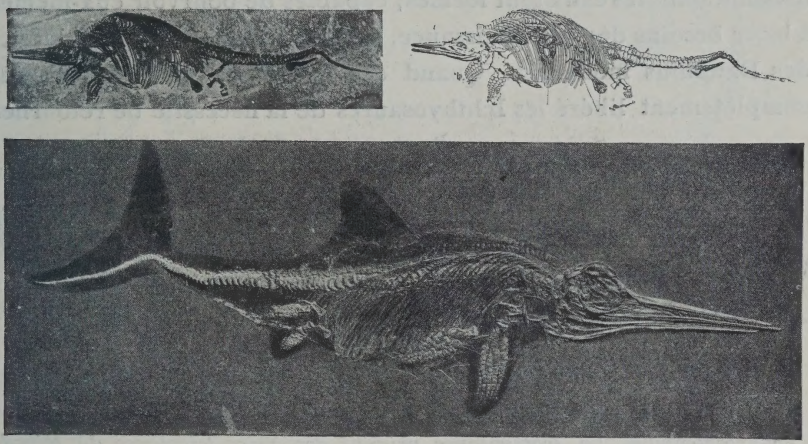


FIG. 76. — Adaptation des Ichthyosaures à la vie marine pélagique.

Quoique d'origine terrestre, les Ichthyosaures se sont rendus indépendants de la vie littorale par la reproduction vivipare, comme le montre un Ichthyosaure femelle (figures supérieures) contenant dans la cavité ou à proximité de la cavité abdominale sept squelettes de fœtus.

Ichthyosaure (figure inférieure), dont les téguments et les lignes extérieures des nageoires ont été conservés et sont analogues à ceux des Requins et des Dauphins (voir fig. 37).

Deux spécimens du Muséum américain d'histoire naturelle, en provenance de Holzmaden (Wurtemberg).

fossiles ont développé des nageoires tégumentaires médiane et caudale, exactement semblables à celles des Requins ; leurs membres antérieurs latéraux ont été secondairement convertis en nageoires en forme de palette, qui ressemblent extérieurement à celles des Requins et des Dauphins, tandis que leurs membres postérieurs ont

(3) La loi de l'adaptation alternée peut être considérée comme absolument établie chez certains Marsupiaux terrestres, où l'on trouve des survivances anatomiques d'une alternance d'adaptation de la phase terrestre à la phase arboréale, de la phase arboréale à une phase secondaire terrestre et de celle-ci à une phase secondaire arboréale. Les survivances de ces adaptations alternantes à des habitats différents et les phases d'adaptation correspondantes, peuvent être nettement observées chez les Kangourous grimpeurs (*Dendrolagus*) d'Australie.

été réduits. Comme chez les Requins, la nageoire caudale est verticale, alors qu'elle est horizontale chez les Dauphins. Dans la première histoire de leur existence marine pélagique, les Ichthyosaures retournaient certainement sur les côtes pour y déposer leurs œufs ; mais peu à peu ils se sont rapprochés des Dauphins et de certains Requins par le développement de la viviparité, le fœtus croissant à l'intérieur de la femelle et les jeunes Ichthyosaures naissant dans les eaux tout formés, capables de pourvoir eux-mêmes à leurs besoins dès leur naissance, comme les petits des Baleines et des Dauphins modernes. Quand ces habitudes vivipares eurent complètement libéré les Ichthyosaures de la nécessité de retourner

FIG. 77. — Reconstitution de deux Ichthyosaures.

Cymbospondylus, *un Ichthyosaure primitif des mers triasiques du Névada (d'après* MERRIAM) ; Baptanodon, *un Ichthyosaure des mers du Jurassique primitif dans la région du Wyoming, dont les dents ont considérablement dégénéré. Reconstitutions faites pour l'auteur par* W.-K. GREGORY *et* Richard DECKERT.

à terre pour procréer, elles leur permirent d'émigrer au loin dans les mers arctiques du Spitzberg, dans les mers des Cordillères, à l'ouest de l'Amérique du nord, et sans doute jusque dans l'Antarctique. Autant que nous pouvons le savoir, ces habitudes vivipares ne se sont jamais établies chez les Tortues marines, qui retournent toujours à terre pour déposer leurs œufs.

Les Ichthyosaures sont de tailles très diverses. Ils représentent une évolution régressive du type terrestre quadrupède au type fusiforme, agile, des Poissons, dont le pouvoir prédateur est finalement réduit par la dégénérescence des dents, comme on peut l'observer chez le *Baptanodon*, un Ichthyosaure des mers du début du Jurassique, dans l'ancienne région des montagnes Rocheuses.

Après que les mers continentales jurassiques eurent ainsi favorisé le développement de la phase marine des Reptiles, de nouvelles submersions, plus considérables encore, se produisirent dans l'Amé-

rique du nord et l'Europe, à l'époque du Crétacé supérieur. Ce fut l'époque de la plus grande évolution des Reptiles marins, dont le

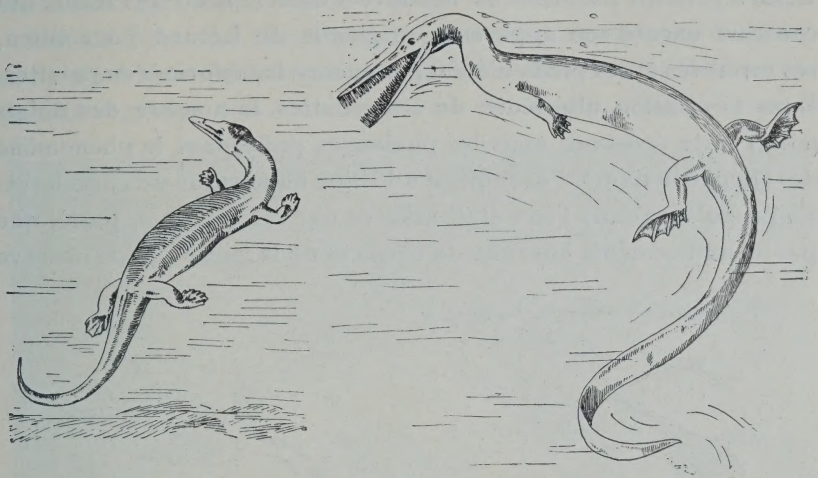


FIG. 78. — Formes convergentes des Reptiles aquatiques ayant des origines différentes.

A gauche : Lariosaurus, *ancêtre triasique des Plésiosaures de l'Italie septentrionale ; à droite :* Mesosaurus *du Permien brésilien et sud-africain, représentant un autre ordre de Reptiles également éteint, celui des Proganosaures. Dessiné par* DECKERT, *d'après* MC GREGOR.

réservoir alimentaire se trouvait à la surface des océans, constitué par les Protozoaires marins, qui, à l'état de squelette, formèrent les

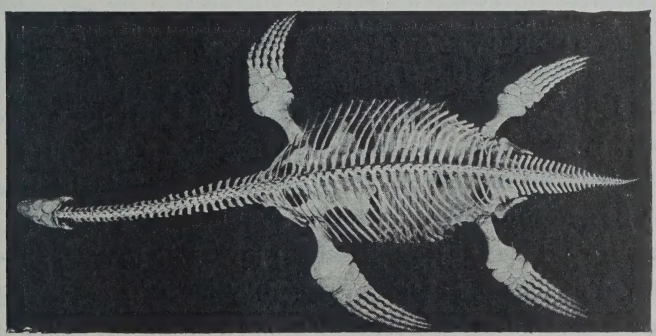
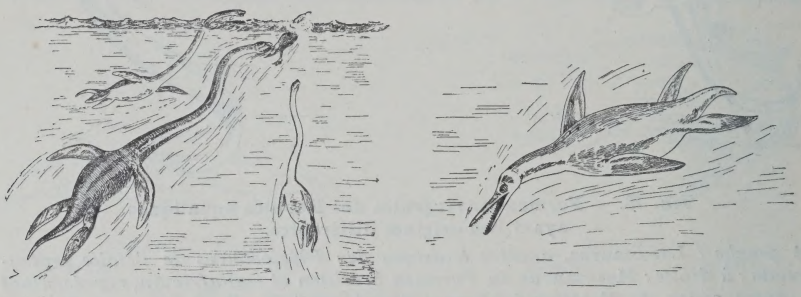


FIG. 79. — Un Plésiosaure du Jurassique anglais.

Squelette du Cryptocleidus oxoniensis, *vu par la partie supérieure, monté au Muséum américain d'histoire naturelle.*

grandes couches sédimentaires crayeuses de l'Europe et de l'Amérique du nord.

Les Plésiosaures avaient commencé leur invasion de la mer pendant l'époque triasique supérieure, comme le montre le demi-Lézard primitif *Lariosaurus*, découvert dans le nord de l'Italie, qui conserve encore son apparence originelle de Lézard Lacertilien, ses membres et ses pieds n'étant pas encore transformés en palettes. Dans l'évolution ultérieure de ces palettes le nombre des doigts (cinq) reste constant, mais les phalanges présentent le phénomène de l'hyperphalangie, exemple d'addition numérique de caractères. La propulsion dans l'eau était assurée par ces palettes, plutôt que par les mouvements latéraux du corps et de la queue, qu'on observe



ÉLASMOSAURE
Reptile. Crétacé.

TRINACROMÉRION
Reptile. Crétacé.

FIG. 80. — Types de Plésiosaures marins pélagiques des mers continentales crétacées américaines.

Élasmosaurus *lourd, à long cou et* Trinacromerion *agile, à cou court. Les membres ont été complètement transformés en palettes. Les grandes différences dans les proportions du cou et du corps correspondent à des adaptations à une agilité plus ou moins grande. Reconstitutions faites pour l'auteur par* W.-K. GREGORY *et* Richard DECKERT, *surtout d'après* WILLISTON.

chez les Ichthyosaures; car les Plésiosaures offrent un raccourcissement relatif plus ou moins prononcé de la queue et un aplatissement du corps. Il est également significatif que leurs palettes postérieures et antérieures sont homodynamiques, c'est-à dire qu'elles ont une égale puissance; larges ou longues, étroites et élancées, elles sont si exactement semblables qu'il est très difficile de les distinguer. Les Plésiosaures apportent une première illustration d'une autre grande loi de l'évolution morphologique, que nous avons déjà notée, et d'après laquelle l'adaptation se traduit plus souvent par des changements dans les proportions que par l'addition de nouveaux caractères. Ce sont ces changements qui distinguent les Plésiosaures agiles (*Trinacromerion osborni*), à tête longue,

au cou court, à larges palettes, des Plésiosaures lourds (*Elasmosaurus*), munis de palettes étroites, au corps court, au cou extrêmement long et à petite tête.

Les ancêtres des Mosasaures, qui ressemblaient à des Lézards, ont probablement quitté l'habitat terrestre au début du Crétacé ; ils se sont répandus dans tous les océans du monde, depuis les mers

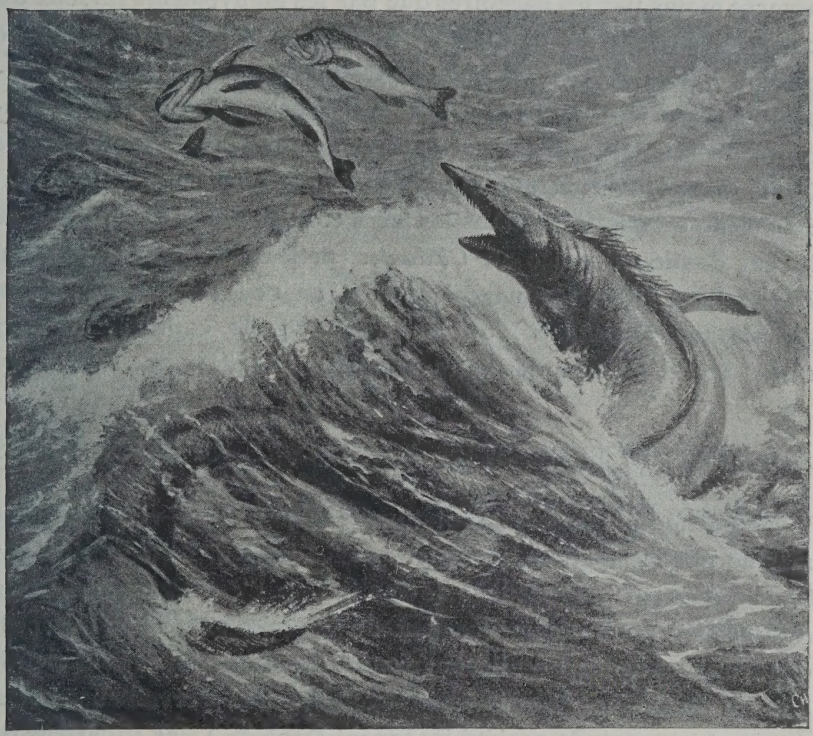


FIG. 81. — Un Lézard de mer.

Tylosaurus, *Mosasaure géant des mers intérieures crétacées du Kansas, poursuivant le gigantesque Poisson* Portheus. *D'après une reconstitution du Muséum américain d'histoire naturelle, faite, sous la direction de l'auteur, par* Charles R. KNIGHT.

continentales du nord de l'Europe et de l'Amérique du nord jusqu'à celles de la Nouvelle-Zélande. En Europe, ils ont survécu jusqu'à la fin du Crétacé, puisque le type des Mosasaures (dont le nom dérive de la Meuse) a été trouvé dans les couches du Crétacé supérieur.

Nos connaissances détaillées de la structure de ces remarquables Lézards de mer sont dues principalement aux recherches faites par

Williston et Osborn dans l'Amérique du nord et par Dollo (4) en Europe. Ils ont la tête allongée et pourvue de dents recourbées, adaptées à la préhension de Poissons agiles (fig. 81) ; le cou est extrêmement court; comme chez les Plésiosaures, les membres antérieurs et postérieurs sont complètement transformés en palettes symétriquement égales; le corps est allongé, sa propulsion est assurée moins par les nageoires que par les mouvements sinueux du corps et surtout de la queue très longue et large, en forme de nageoire. Ces Lézards de mer du Crétacé supérieur (fig. 71) ressemblent aux Crocodiles marins (Géosaures) du Jurassique (évolution convergente) et présentent d'autres analogies avec l'Ichthyosaure *Cymbospondylus* triasique et le petit Amphibien *Cricotus* (fig. 71) du Permo-carbonifère. Dans les mers continentales de l'Amérique ils ont donné naissance au *Clidastes*, petit relativement mince, au *Platecarpus*, dont les nageoires sont un peu plus larges, et au gigantesque *Tylosaurus*, qui était capable de capturer le *Portheus*, grand Poisson des mers crétacées (fig. 81).

ADAPTATION TERRESTRE. DINOSAURIENS CARNIVORES

Très différente de ces adaptations extrêmes à la vie aquatique marine est l'adaptation terrestre, dont l'apogée a été atteint par les Dinosauriens, une branche de Reptiles qui s'est détachée, à la fin du Permien et au commencement du Trias, d'un groupe de petits quadrupèdes agiles, Reptiles en forme de Lézards, qui se sont éteints à la fin du Crétacé et qui avaient évolué en une merveilleuse abondance et une grande variété de types. Dans le Trias supérieur de l'Amérique du nord (Newark supérieur), la division des Dinosauriens en deux grands groupes — *Saurischia* à pelvis du type crocodilien, *Ornithischia* à pelvis du type des Oiseaux — s'était déjà produite et les Dinosauriens dominaient toutes les autres formes terrestres.

Quand Hitchcock observa en 1836 les gigantesques empreintes de pattes dans les anciens bas-fonds boueux de la vallée du Connecticut, il en attribua naturellement un grand nombre à des Oiseaux géants ; car, à cette époque, la loi du parallélisme évolutif entre les oiseaux et

(4) Par Cuvier, A. Gaudry, Dollo, etc. (*Note du traducteur.*)

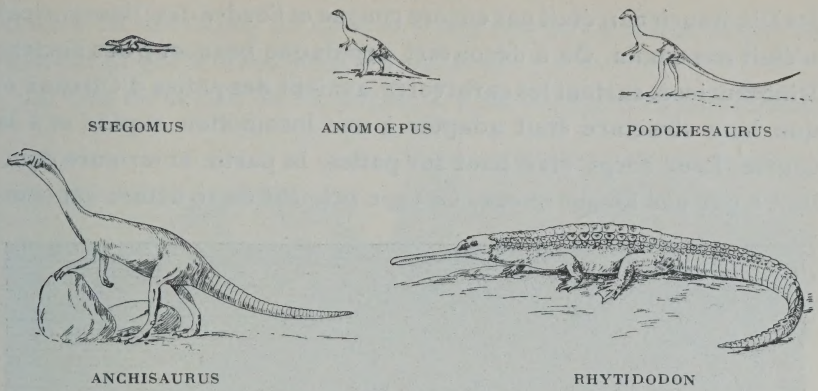


FIG. 82. — La vie dans la vallée fluviale du Connecticut à l'époque du Trias supérieur (époque de Newark).

Anchisaurus, *un Dinosaurien primitif, bipède carnivore.* Rhytidodon, *un Phytosaure analogue, mais qui n'est pas apparenté au moderne Gavial.* Stegomus, *un petit Phytosaure à armure, apparenté aux « becs de canard » ou Iguanodons.* Podokesaurus, *un Dinosaurien léger, agile, carnivore du type volatile. Reconstitutions faites (sauf pour le* Rhytidodon) *d'après* R.-S. LULL, *de l'Université de Yale, et dessinées à la même échelle pour l'auteur par* Richard DECKERT.

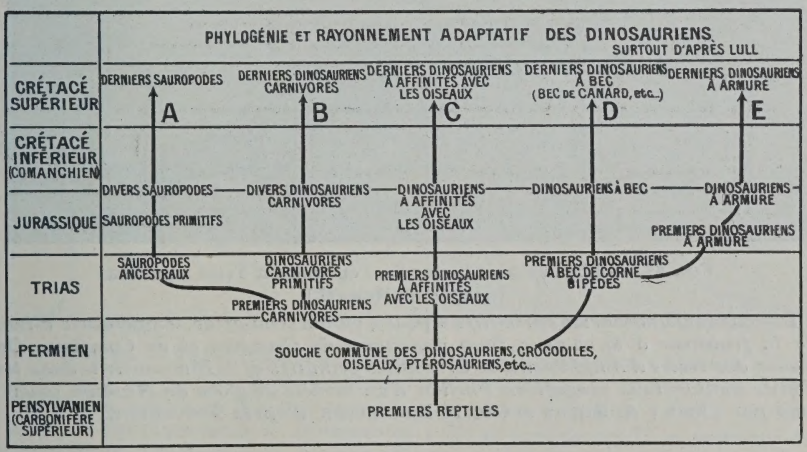


FIG. 83. — Évolution terrestre des Dinosauriens.

Arbre généalogique des Dinosauriens, dont l'origine est dans le Permien inférieur, qui se divise en cinq branches et qui couvre une période évaluée à douze millions d'années. (A) Sauropodes herbivores géants issus d'ancêtres carnivores du Trias inférieur. (B) Dinosauriens carnivores géants qui font leurs proies de formes herbivores plus grandes. (C) Dinosauriens carnivores agiles, ressemblant à des Autruches, apparentés à B. (D) Iguanodons à bec, herbivores, agiles, ou Dinosauriens « bec de canard », apparentés à E. (E) Dinosauriens lourds, quadrupèdes, à armure pesante et à cornes, herbivores, apparentés à D. Diagramme établi pour l'auteur par W.-K. GREGORY, *principalement d'après* LULL.

les Dinosauriens n'était pas encore conçue et l'ordre des Dinosauriens n'était pas connu. On a découvert depuis que beaucoup des anciens Dinosauriens, surtout les carnivores, avaient des pattes d'Oiseaux et que leur structure était adaptée à une locomotion rapide et à la course. Leur corps était haut sur pattes, la partie antérieure équilibrée par une longue queue. Ce type primitif de structure est com-

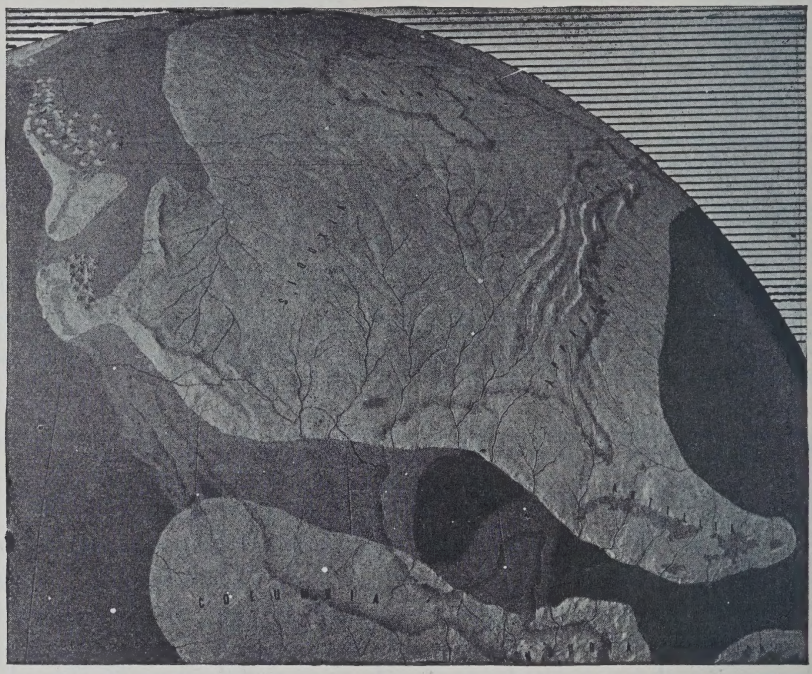


FIG. 84. — L'Amérique du nord à l'époque du Trias supérieur (époque de Newark).

Période des Dinosauriens primitifs bipèdes, climat semi-aride, température allant de la fraîcheur à la chaleur, flore dominante de Cycadées et de Conifères. On trouve des restes d'Amphibiens, de Crocodiles primitifs et de Dinosauriens dans les dépôts continentaux rougeâtres. Portion d'un modèle de globe du Muséum américain par Chester A. REEDS *et* George ROBERTSON, *d'après* SCHUCHERT.

mun à tous les Dinosauriens ; il démontre que ce groupe de Reptiles a passé par une longue période d'évolution dans le climat continental semi-aride de la fin du Permien et du commencement du Trias. Les séries découvertes dans la vallée du Connecticut (fig. 82) ne contredisent pas l'hypothèse d'un climat semi-aride, soutenue par Barrell pour expliquer les dépôts continentaux rougeâtres, qui couvrent non seulement la vallée du Connecticut, mais les Grandes

Plaines du sud-ouest. La flore de Fougères, de Cycadées et de Conifères indique une température modérée.

Le long de la côte du Pacifique, il y eut un grand envahissement

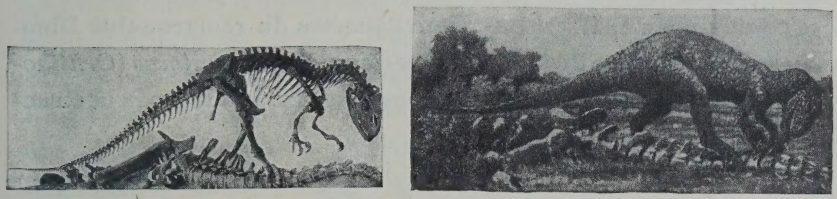


FIG. 85. — Un Dinosaurien carnivore faisant une proie d'un Sauropode.

*A gauche squelette et à droite reconstitution d'un Dinosaurien bipède, l'*Allosaurus *du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur, dévorant la carcasse d'un* Apatosaurus, *l'un des gigantesques Sauropodes herbivores de l'époque. Spécimens reconstitués et montés par* OSBORN *et* KNIGHT *au Muséum américain d'histoire naturelle.*

des mers avec formation d'archipels volcaniques. Les Coraux et les Ammonites Céphalopodes étaient abondants dans la région. Nombreux étaient aussi dans les mers continentales intérieures les grands

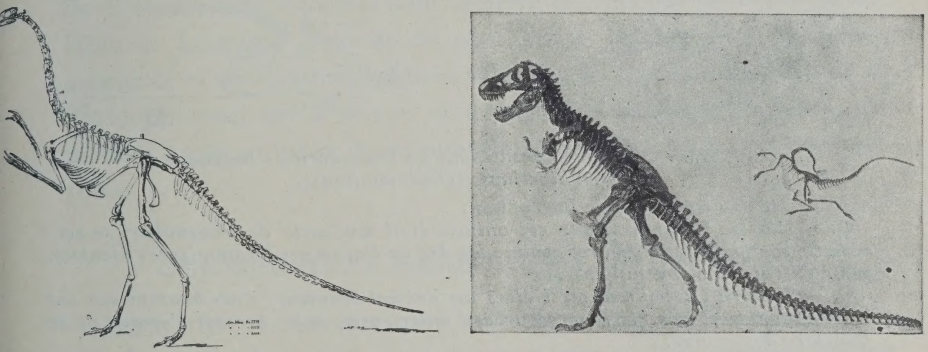


FIG. 86. — Types d'adaptations extrêmes : le Dinosaurien « Tyran » et le Dinosaurien « Autruche ».

Squelettes montés au Muséum américain d'histoire naturelle.

A droite Tyrannosaurus, *le Dinosaurien « Tyran » vu de profil ; à gauche, à la même échelle,* Struthiomimus, *le Dinosaurien « Autruche ».*

Squelette récemment reconstitué du Dinosaurien « Autruche » Struthiomimus (Ornithomimus), *Reptile léger, sans dents, ressemblant à un Oiseau. D'après* OSBORN.

Reptiles marins *Cymbospondylus* (fig. 77), apparentés aux Ichthyosaures.

Le Dinosaurien léger, à longue queue et à locomotion bipède, apparaît dans l'Amérique du nord, dont il est originaire, avec l'*Anchisaurus* (Marsh) de la vallée du Connecticut (fig. 82), et évolue en

la forme puissante de l'*Allosaurus* (Marsh) des plaines jurassiques submergées, à l'est des montagnes Rocheuses (fig. 85). *L'Ornitholestes*, animal beaucoup plus délicat, qui commence à renoncer aux habitudes carnivores et cherche de nouvelles formes de nourriture, est contemporain. Il est lui-même l'ancêtre du remarquable Dinosaurien « Autruche » du Crétacé supérieur, *Struthiomimus* (*Ornithomimus*), qui se rapproche du type des Oiseaux, à la fois par la struc-

FIG. 87. — Quatre reconstitutions du Dinosaurien « Autruche » *Struthiomimus* (*Ornithomimus*).

A. — *Montre son mode de locomotion.*

B. — *Illustre l'hypothèse que cet animal était une sorte de Fourmilier, se servant de ses griffes antérieures comme les Aïs ou Paresseux* (*Mammifères édentés*), *pour détruire les fourmilières.*

C. — *Illustre l'hypothèse qu'il était un animal brouteur, s'arc-boutant sur ses longues pattes et ses griffes recourbées antérieures pour brouter l'écorce ou le feuillage des arbres.*

D. — *Illustre l'hypothèse qu'il marchait dans l'eau, se nourrissant de Crevettes et de petits Crustacés.*

Reconstitutions par OSBORN. *Aucune théorie satisfaisante n'a encore été donnée du comportement de cet animal.*

ture de ses membres et de ses pieds et par sa mâchoire sans dents, recouverte d'une gaine de corne. Il a complètement perdu les habitudes carnivores et constitue un herbivore « secondaire ». Ses membres sont adaptés à une locomotion rapide.

En même temps, la lignée des véritables Dinosauriens carnivores évolue dans tout l'hémisphère septentrional et suit pas à pas l'évolution des divers groupes de Dinosauriens herbivores. Ces carni-

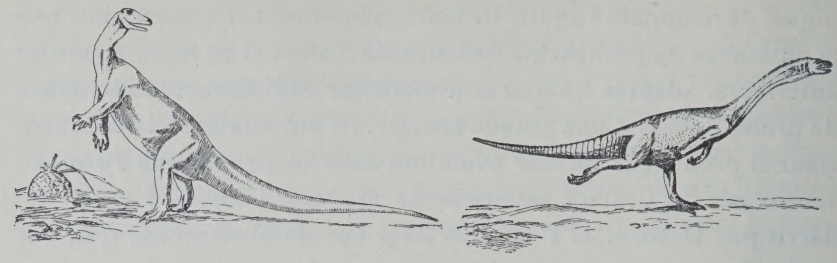
vores ont conservé une unité parfaite dans leur évolution mécanique, développant l'agilité de leurs membres postérieurs, ainsi que la puissance de préhension de leurs mâchoires et de leurs membres antérieurs, adaptés à saisir et à maîtriser rapidement la résistance de proies douées d'une grande énergie. Ils ont atteint le terme supérieur et prodigieux de leur évolution dans le gigantesque *Tyrannosaurus rex* du Crétacé supérieur du Montana (voir fig 1 et fig. 86) décrit pas Osborn, le « roi des Sauriens dominateurs », qui, par son agilité, sa taille, sa puissance et sa férocité, est la machine destructrice de vie la plus extraordinaire qui ait jamais existé. La dimension excessivement petite de son cerveau, qui pesait probablement moins d'une livre, moins de 1/4 000 du poids attribué à sa masse totale, montre que l'évolution mécanique de ces animaux a été tout à fait indépendante de l'évolution de leur intelligence. On voit ainsi que l'intelligence est un pouvoir compensateur de l'imperfection mécanique. Le *Tyrannosaurus*, par la disproportion qu'il présente entre les membres antérieurs raccourcis et les membres postérieurs gigantesques, fournit en outre une illustration de la loi de compensation énoncée pour la première fois par Geoffroy Saint-Hilaire. Le faible pouvoir de préhension, la dégénérescence des membres et des griffes antérieurs sont plus que compensés par le développement de la queue et des griffes postérieures, qui permettent à ces animaux de se nourrir comme le font les animaux de proie.

DINOSAURIENS HERBIVORES. SAUROPODES

Grâce aux recherches que Lull a poursuivies et interprétées par les méthodes modernes, on peut suivre, dans les empreintes pédieuses du Trias du Connecticut, en même temps que l'évolution des petits Dinosauriens carnivores, les origines et le développement d'une branche de Dinosauriens herbivores, détachée de la souche primitive des carnivores, qui aboutit à des Dinosauriens herbivores d'un type éléphantin, les Sauropodes, mis au jour en Amérique par les travaux précurseurs de Marsh et de Cope.

La préhension de la nourriture végétale n'exigeant aucune célérité, l'évolution des membres de ces animaux a suivi une marche régressive du type primitif bipède agile à un type secondaire quadru-

pède à locomotion lente. Le pouvoir originel de soulever le corps



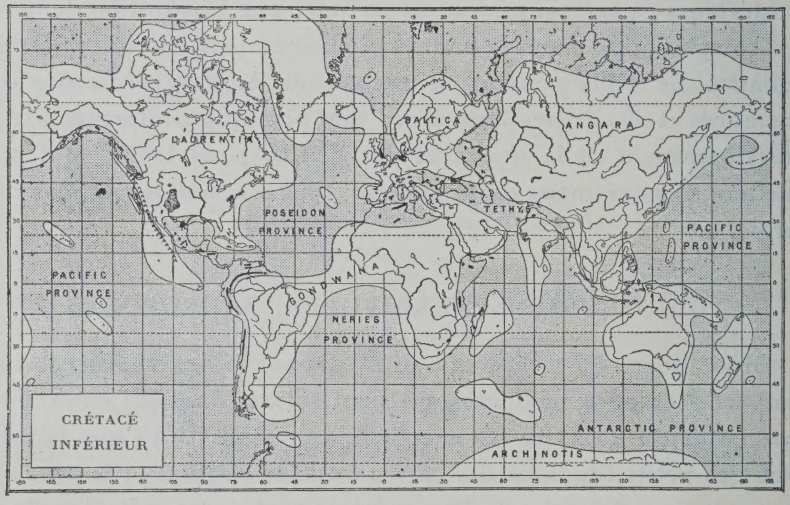
PLATEOSAURUS
Reptile. Trias.

ANCHISAURUS
Reptile. Trias.

FIG. 88. — Analogies entre le type de Reptile carnivore *Anchisaurus* du Trias et le type ancestral du Sauropode herbivore *Plateosaurus*.

La figure de gauche représente la reconstitution d'un stade bipède dans l'évolution des Sauropodes, chez le Plateosaurus, *découvert dans le Trias de l'Allemagne et formant une transition entre les habitudes carnivores et les habitudes herbivores. D'après des découvertes récentes, il est probable que les Sauropodes herbivores descendaient d'ancêtres carnivores tels que l'*Anchisaurus. *Reconstitution du* Plateosaurus *d'après* JAEKEL, *modifié ; celle de l'*Anchisaurus *d'après* LULL.

sur les pattes postérieures s'est conservé dans quelques-unes de ces



PALÉOGÉOGRAPHIE. — Crétacé inférieur (Néconien supérieur-Valanginien-Hills-Wealden-Trinity-Morisson). *D'après Schuchert, avril 1916.*

FIG. 89. — Schéma du monde à l'époque du Crétace inférieur.

Les grands Dinosauriens Sauropodes dominent pendant cette période. Le schéma montre le continent hypothétique sud-atlantique Gondwana *et la Méditerranée eurasiatique* Téthys. *Peu après s'est produit le grand développement des plantes modernes à fleurs et des arbres à bois dur. Les parties ombrées, sur les régions actuelles du Wyoming et du Colorado, figurent la grande plaine submergée (Morrisson), centre de rayonnement des Sauropodes géants (voir fig. 91). D'après* SCHUCHERT, *1916.*

formes gigantesques. On trouve une transition entre le mode bipède et le mode quadrupède de locomotion dans le *Plateosaurus* en provenance de l'Allemagne (fig. 88), récemment décrit par Jaekel, Rep-

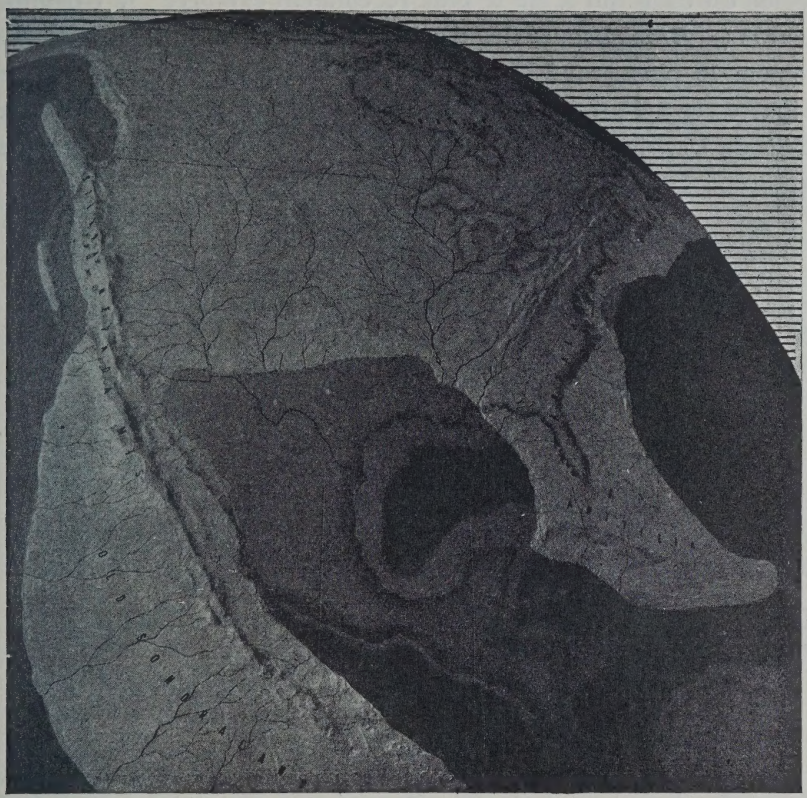


Fig. 90. — L'Amérique du nord à l'époque du Crétacé inférieur (Comanche).

Cette période, désignée aussi sous le nom d'époque de Trinity-Morrisson, est caractérisée par le développement maximum des gigantesques Dinosauriens herbivores, les Sauropodes. La Sierra Nevada et les Coast Ranges sont soulevées, ainsi que la chaîne du Great Basin, qui détermina, à l'est, les dépôts de la plaine inondée (Morrisson), où les restes des Sauropodes ont été ensevelis. Cette époque est antérieure à la formation des montagnes Rocheuses, qui se soulevèrent entre le Crétacé et l'Éocène. Portion du modèle de globe du Muséum américain d'histoire naturelle, par CHESTER, A. REEDS *et* George ROBERTSON, *d'après* SCHUCHERT.

tile qui pouvait progresser indifféremment sur ses pattes antérieures et sur ses pattes postérieures.

Les Sauropodes ont atteint l'apogée de leur évolution à la fin du Jurassique (couche de Morrisson) et au commencement du Crétacé (époque de Comanche). Ils ont rayonné au loin, émigrant dans une

grande partie des montagnes Rocheuses actuelles, dans l'Argentine méridionale, dans le Jurassique supérieur de la Grande-Bretagne, de la France, de l'Allemagne et dans l'Est africain. Cette dernière région est celle qui a été le plus récemment explorée; le *Gigantosaurus* (= *Brachiosaurus*), qui est largement répandu, a été présenté comme le plus grand Vertébré terrestre qu'on connaisse; il ne dépasse cependant pas les Sauropodes découverts dans les *Black Hills* du Dakota méridional. Sa taille est titanique, elle a plus de

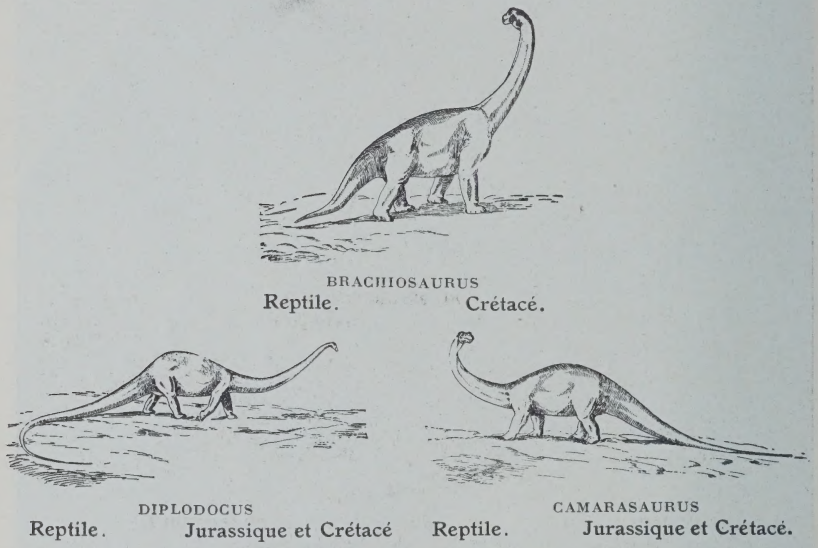
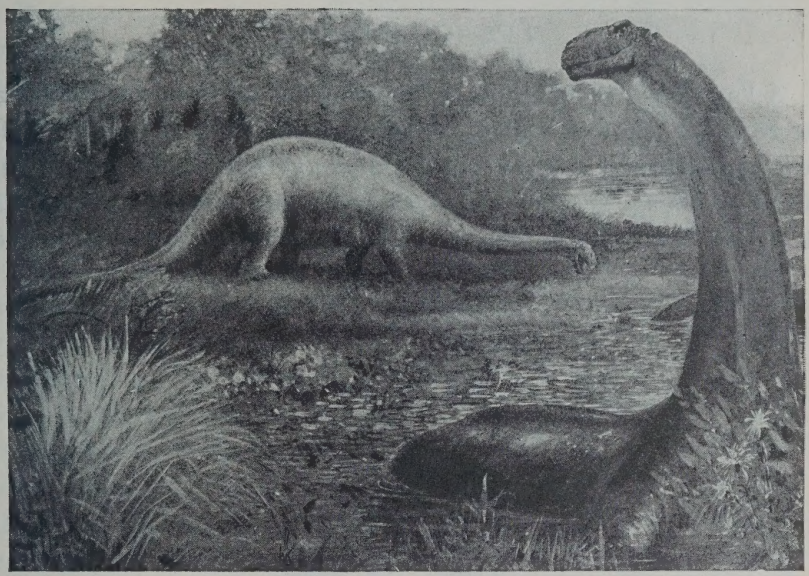


FIG. 91. — Trois principaux types de Sauropodes.

Reconstitutions par OSBORN, MATTHEW *et* DECKERT *de trois principaux types de Sauropodes herbivores géants, qui paraissent avoir été répandus sur la terre presque entière. Le* Brachiosaurus, *apparenté au* Gigantosaurus *qui a été récemment découvert dans l'Est africain, a le corps court du type quadrupède, avec des membres antérieurs plus élevés que les membres postérieurs ; il a atteint une taille gigantesque. Le* Diplodocus *est plus léger, c'est un quadrupède relativement agile. Le* Camarasaurus *a le corps lourd, les membres courts du type quadrupède.*

30 mètres de longueur, alors que celle des plus grandes Baleines est à peine supérieure à 27 mètres. Les Éléphants à défenses droites du Pleistocène, qui sont les plus grands produits terrestres de l'évolution des Mammifères, paraissent auprès d'eux des nains. Les Sauropodes habitaient pour la plupart les herbages marécageux et les plaines submergées des couches de Morrisson. Ils comprennent, outre le type du géant *Brachiosaurus* (= *Gigantosaurus*), aux épaules et avant-bras élevés, des types quadrupèdes, massifs, tels que le *Camarasaurus*

de Cope, l'*Apatosaurus* (= *Brontosaurus*) de Marsh et le *Diplodocus* au corps relativement long, élancé et agile. D'après Lull et Depéret, les Sauropodes survécurent en Patagonie et dans le sud de la France



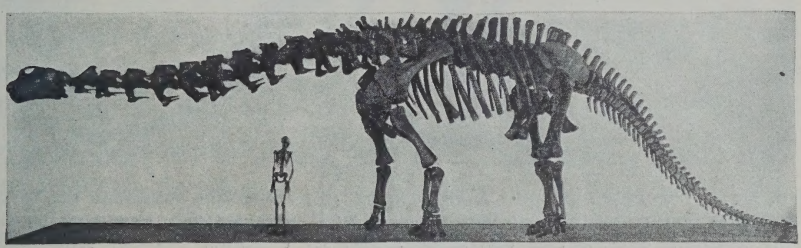


FIG. 92. — Vie fluvio-terrestre amphibie de l'Apatosaure.

En haut Apatosaurus (= Brontosaurus), *un Sauropode typique de l'époque de Morrisson, quadrupède à membres lourds, herbivore, habitant les plaines submergées (Morrisson) et les lagunes de la région où s'élèvent actuellement les montagnes Rocheuses du Wyoming et du Colorado.*

*En bas : Squelette de l'*Apatosaurus (= Brontosaurus) *monté au Muséum américain d'histoire naturelle.*

jusqu'à la fin du Crétacé. Dans l'Amérique du nord, ils s'éteignirent à l'époque du Crétacé inférieur.

L'extinction finale des Sauropodes herbivores nous offre un exemple de la loi d'*élimination* par sélection ; elle est due au fait que ces types avaient atteint un *cul-de-sac* de l'évolution méca-

nique, d'où ils ne purent pas sortir par adaptation, lorsqu'ils rencontrèrent, dans toutes les parties du monde, les conditions nouvelles du Crétacé plus avancé.

LES IGUANODONS

A l'apogée de l'évolution des Sauropodes apparaît sur toute la terre une souche tout à fait différente de Dinosauriens bipèdes herbivores, dont le pelvis est du type des Oiseaux (*Ornithischia* de Seeby). Ces bipèdes agiles remontent sans doute (von Huene) au *Naosaurus* triasique. La partie antérieure de leur mâchoire a perdu de bonne

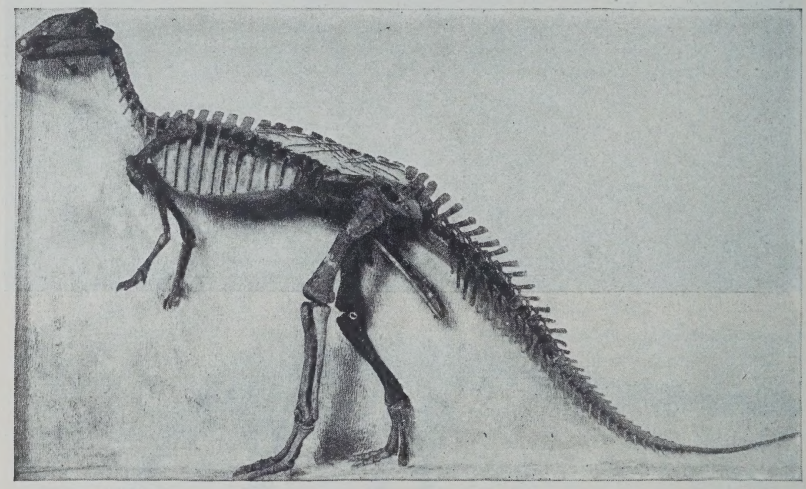


FIG. 93. — Iguanodon primitif *Camptosaurus* du Jurassique supérieur du Wyoming. — *Contemporain de l'*Apatosaure *et du* Diplodocus; *bipède sans défenses, ne comptant que sur son agilité pour fuir ses ennemis. Muséum Américain d'Histoire naturelle.*

heure sa dentition et a évolué en forme de gaine cornée ou de bec, semblable au bec des Oiseaux ; de l'os (prédentaire), qui s'est développé dans ce bec, dérive leur nom de Prédentés. Entièrement sans défenses à ce stade (*Camptosaurus*), de taille relativement petite, ils se sont répandus dans tout l'hémisphère septentrional et ont atteint un développement remarquable dans le type des Dinosauriens « à bec de canard », vivant dans les fleuves ou sur leurs rives, les Iguanodons du Crétacé (fig. 94). Le rayonnement adaptatif de ces animaux n'a été complètement déterminé que depuis peu. On rencontre trois grands types morphologiques, tous sans armure : 1° les types

les moins spécialisés, qui conservent plus ou moins les structures du Jurassique inférieur, notamment dans le fameux Iguanodon de Bernissart en Belgique ; les Kritosaures du Crétacé de l'Alberta (Canada), à tête relativement étroite, dont la protection a été favorisée par une longue épine postérieure saillante, leur sont apparentés ; 2° les Dinosauriens *Trachodon*, à large bec de canard, vivant dans l'eau, dont le corps est haut sur pattes et les membres développés pour la chasse à l'affût ; 3° les types plus complètement aquatiques, nageant librement, dont le crâne est en forme de crête (*Corythosaurus*).

L'exploration, entreprise par le Muséum américain dans l'Alberta du Canada et dirigée par Barnum Brown, a fait connaître récemment l'anatomie et les habitudes de toutes ces formes fossiles.

Les Dinosauriens à armure partielle, connus sous le nom de Stégosaures, sont apparentés aux Iguanodons et appartiennent au groupe des *Ornithischia* à pelvis

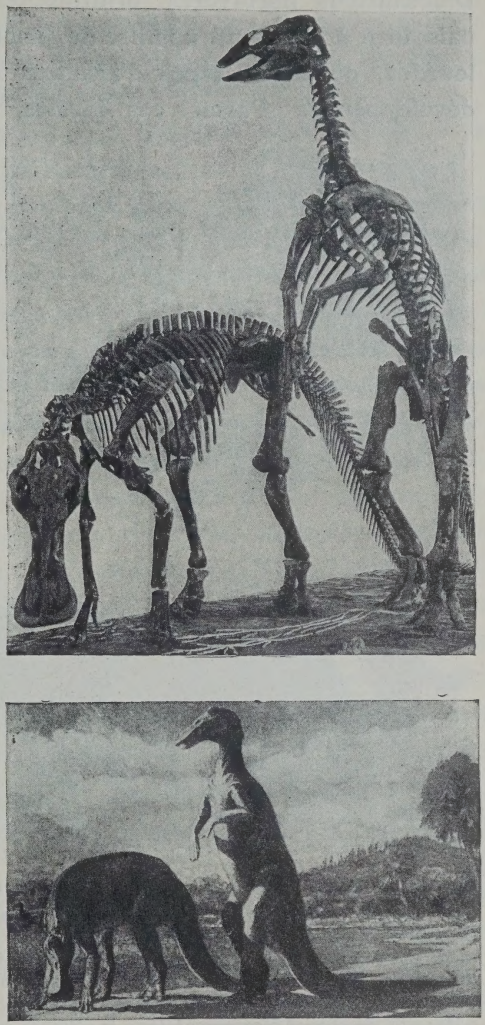


FIG. 91. — Deux Iguanodons du Crétacé supérieur du Montana.

Au bout de 500 000 ans, dans le Crétacé, le Camptosaurus (*fig. 93*) *évolue en Dinosaurien géant à bec de canard,* Trachodon, *décrit par Leidy et Cope d'après les spécimens du Crétacé inférieur du New Jersey et du Dakota.*

En haut : deux squelettes de Trachodon annectens *découverts dans le Montana, tels qu'ils sont montés au Muséum américain d'histoire naturelle. En bas : leur reconstitution par* OSBORN *et* KNIGHT (*voir fig. 69*).

d'Oiseaux. Les petits ancêtres triasiques de ce grand groupe de Dinosauriens herbivores ornithischiens ont également donné naissance à un grand nombre de formes secondaires quadrupèdes, lourdes, où divers types d'armures défensives et offensives se développèrent. Parmi ces formes, les Stégosaures du Juras-

FIG. 95. — Rayonnement adaptatif, en trois groupes, des Dinosauriens Iguanodon.

En haut : trois types caractéristiques : A. Trachodon *à bec de canard ; B.* Corythosaurus *à tête encapuchonnée comme celle du Casoar à bec de canard, probablement aquatique ; C.* Kritosaurus, *Dinosaurien à crâne en forme de crête et à bec de canard. Reconstitution par* BROWN *et* DECKERT.

En bas : Squelette du Corythosaurus, *monté au Muséum américain d'histoire naturelle, découvert récemment dans le Crétacé supérieur de l'Alberta (Canada) avec les impressions tégumentaires et les lignes du corps bien conservées.*

sique (5) ont présenté une évolution régressive de la locomotion du type bipède au type quadrupède, avec une armure de plaques dorsales tranchantes et d'épines défensives, dont la disposition exacte a été récemment déterminée par Gilmore. Lorsque cet animal était attaqué, il devait sûrement courber la tête et les membres

(5) Décrits par Marsh. (*Note du traducteur.*)

sous son ventre, comme le Tatou et le Porc-épic, il était protégé par son armure dorsale et tenait ses ennemis à l'écart par les mouvements latéraux rapides de ses grandes épines caudales. Les Stégosaures s'éteignirent au cours du Crétacé.

Au début du Crétacé moyen, deux autres types d'herbivores se sont détachés de la souche des Prédentés.

Les premiers de ces types sont les *Ceratopsia* à cornes frontales offensives et défensives, dont deux ou trois évoluèrent progressivement, en même temps qu'une grande collerette osseuse protégeant le cou. Cette évolution suivit pas à pas celle du mécanisme prédateur des Dinosauriens carnivores, de telle sorte que les défenses des *Ceratopsia* atteignirent leur apogée (chez les *Triceratops*) en même temps que les armes offensives du *Tyrannosaurus*. Il y a là un exemple de l'évolution opposée des adaptations offensives et défensives, analogue à l'évolution que nous observons aujourd'hui chez les Lions, les Tigres et les Léopards, qui vient contrecarrer celle du bétail cornu et des Antilopes d'Afrique, ainsi qu'à l'évolution simultanée des Loups, des Bisons à cornes et des Daims dans l'hémisphère boréal. Elle s'est produite dans des circonstances où la lutte pour l'existence a été très dure à tous les stades de l'évolution et où des dispositions avantageuses ou désavantageuses de la chromatine ont été soumises à la *loi de sélection*. Cet antagonisme entre les Reptiles carnivores et les Reptiles herbivores préfigure d'une façon complète l'antagonisme plus récent entre les Mammifères carnivores et les Mammifères herbivores.

L'évolution extrême des défenses a été atteinte dans une autre lignée de Prédentés, chez les Dinosauriens herbivores *Ankylosaurus*, qui offrent une analogie parfaite avec les Mammifères Tatous et Glyptodons, dont la tête et le corps tout entier étaient recouverts d'une épaisse armure osseuse. Non seulement l'agilité disparaît comme mode de défense, mais les dents s'amoindrissent et s'affaiblissent, ainsi qu'on l'observe chez la plupart des Reptiles et des Mammifères à armure pesante. La fonction herbivore des dents est remplacée par le développement de becs en corne. Ces Reptiles acquièrent ainsi l'existence alourdie et sédentaire d'animaux pesamment armés.

ADAPTATION AÉRIENNE. PTÉROSAURIENS

Il n'est pas douteux que les Ptérosauriens, Reptiles volants, étaient adaptés à voler au loin, en haute mer ; car on en trouve des restes, mélangés à ceux des Mosasaures, dans des sédiments très éloignés de l'ancienne ligne des côtes. Il n'y a aucune espèce de relations entre les Oiseaux à plumes et ces animaux, dont les modes de vol ressemblent à ceux des Chauves-Souris parmi les Mammifères.

Ces Reptiles volants sont peut-être les plus extraordinaires des espèces d'animaux éteintes. Quelques-uns étaient à peine plus grands que des Moineaux, alors que d'autres dépassaient tous les Oiseaux actuels par l'extension de leurs ailes, quoique le volume de leur corps ait été inférieur à celui de nombreux volatiles. Il est probable que le vol était presque leur seul mode de locomotion. La tête, dans les types les plus grands (*Pteranodons*), avait la forme d'un grand aileron vertical, qui servait sans doute de gouvernail, prolongé à l'arrière par une longue crête osseuse saillante, qui équilibrait le bec allongé et aplati. Le faible développement des muscles du vol est compensé dans ces anciennes formes par l'extrême légèreté du corps et les cavités des os.

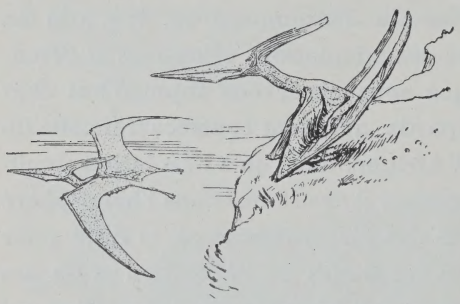


Fig. 96. — Reconstitution d'un Ptérodactyle. *D'après l'*Aeronautical Journal *de Londres.*

ORIGINE DES OISEAUX

Il est probable qu'à la fin du Permien ou au commencement du Trias, un petit Reptile bipède en forme de Lézard, ayant une parenté lointaine avec les ancêtres bipèdes des Dinosauriens, est passé du mode de vie terrestre au mode terrestre-arboréal, sans doute dans un but de sécurité. Cette phase primitive arboréo-terrestre apparaît, chez les plus anciens Oiseaux connus (*Archæopteryx*), dans les griffes qui terminent les os des ailes et qui les rendaient aptes à grimper sur

les arbres comme chez les jeunes Hoatzins actuels de l'Amérique du sud. L'existence arboréale des ancêtres des Oiseaux est corro-

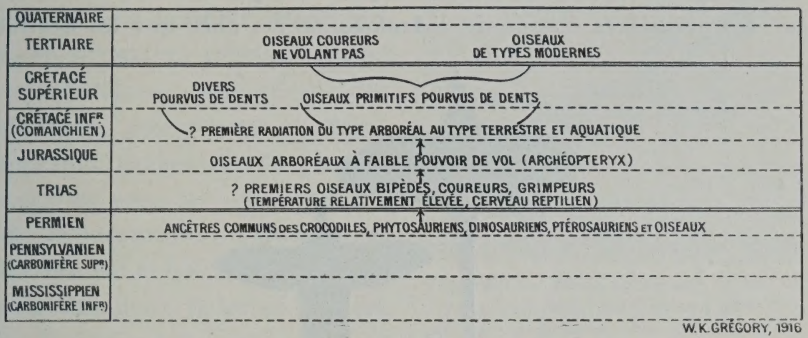


FIG. 97. — Arbre généalogique des Oiseaux.

Les ancêtres des Oiseaux se détachent à l'époque permienne de la souche qui a donné naissance aux Dinosauriens ; ils joignent à la locomotion bipède rapide le pouvoir de grimper aux arbres et atteignent dans leur vie très active une température élevée qui se régularise Les types primitifs d'Oiseaux ont des membres antérieurs terminés par des griffes, sans doute pour s'agripper aux branches des arbre L'aptitude au vol commence à se développer à l'époque triasique par la transformation des écailles en plumes, soit sur les membres antérieurs seulement (théorie. des deux ailes), soit à la fois sur les membres antérieurs et postérieurs (théorie des quatre ailes). Les Oiseaux jurassiques (Archæopteryx), *qui ne pouvaient voler qu'à une faible distance, donnèrent naissance à un rayonnement adaptatif de formes aériennes, arboréales, arboréo-terrestres, terrestres et aquatiques, celles-ci présentant une évolution rétrograde. Diagramme préparé pour l'auteur par* W.-K. GREGORY.

borée par le fait que la fonction du vol devait constituer primitivement une fonction de parachute, dans la descente des branches

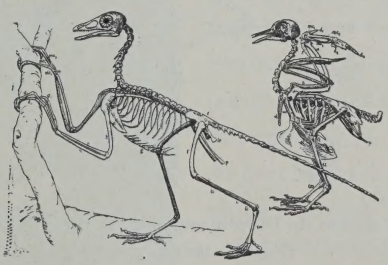


FIG. 98. — Squelette de l'*Archæopteryx* (à gauche) comparé à celui du Pigeon (à droite).

Noter le raccourcissement de la queue en pygostyle (croupion) *et la conversion des membres préhensifs antérieurs en ailes. D'après* HEILMAN.

sur le sol, au moyen des membres antérieurs et peut-être à la fois des membres antérieurs et postérieurs.

Deux théories ont été mises en avant pour expliquer l'origine du vol dans la phase de l'évolution des Oiseaux qui succède à la phase arboréale. L'une, la théorie de la paire unique d'ailes, est fondée sur les premières études de l'*Archœopteryx*, chez qui les écailles

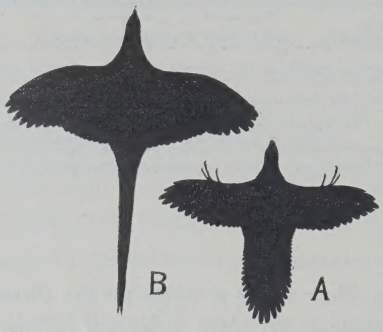


FIG. 99. — Silhouettes de l'*Archœopteryx* (A) et du Faisan (B).
Théorie des deux ailes. D'après HEILMAN.

latérales transformées en longues plumes primaires, sur les membres antérieurs et sur les côtés de la queue étalée, ont dû servir de parachute pour supporter de petits vols des branches des arbres au sol (fig. 101). Tout récemment, une théorie tétraptéryx (deux paires d'ailes) a été proposée par Beebe, qui a observé la présence de grandes plumes sur les cuisses d'embryons d'Oiseaux modernes et

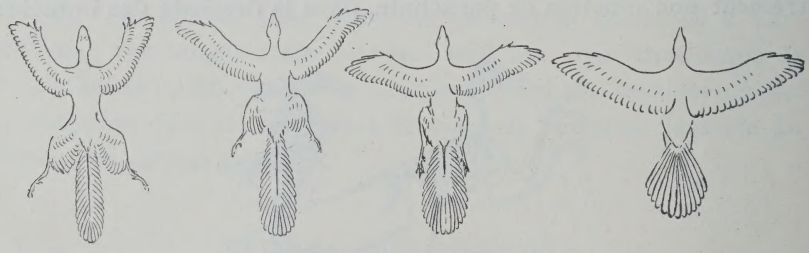


FIG. 100. — Les stades de l'évolution dans la théorie des quatre ailes.
D'après BEEBE.

des traces de plumes analogues sur les cuisses du plus ancien Oiseau fossile connu, l'*Archœopteryx* du Jurassique. Dans cette hypothèse, après que le stade à quatre ailes eut été atteint, les deux ailes postérieures s'atrophièrent à mesure que la fonction du vol développa les plumes des ailes antérieures et que la fonction du gouvernail se

perfectionna dans les plumes de la queue (fig. 100). L'une et l'autre de ces théories assignent deux stades à l'origine du vol chez les Oiseaux : le premier, stade terrestre primaire, pendant lequel les caractères particuliers des membres postérieurs se développèrent, présentant de grandes analogies avec les pieds bipèdes des Dinosauriens ; le second exclusivement arboréal. Les adhérents des deux théories pensent que la phase arboréale, pendant laquelle l'aptitude au vol atteignit son plein développement, fut suivie, chez les Oiseaux coureurs tels que les Autruches, d'une phase terrestre secondaire, où le vol dégénéra et fut remplacé par la course sur le sol. Cette interprétation, ainsi que le fait de la perte des dents, qui est caractéristique de tous les Oiseaux supérieurs, expliquent les analogies étroites qui existent entre le Dinosaurien *Struthiomimus*, qui ressemble à l'Autruche (*Struchio*) et les formes modernes des Oiseaux coureurs impropres au vol, tels que les Autruches, les Nandous (*Rhea*) et les Casoars.

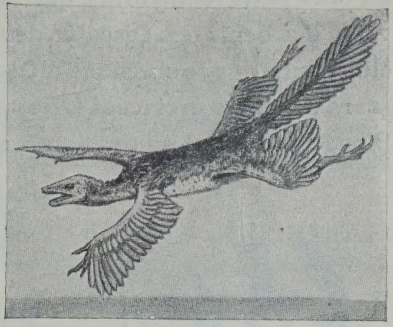


FIG. 101. — Mode théorique de vol en parachute chez les Oiseaux primitifs, *dans la théorie des quatre ailes. D'après* BEEBE.

FIG. 102. — Reconstitution de l'ancien Oiseau jurassique *Archæopteryx, apte à un vol relativement bas. D'après* HEILMAN.

A l'extrême opposé de ces formes exclusivement terrestres, les Oiseaux volants arboréaux aboutirent aux Oiseaux aquatiques, dont l'*Hesperornis* est un spécimen fossile analogue au Plongeon, compagnon des Ptérosauriens et des Mosasaures dans les mers

du Crétacé supérieur. C'est dans les mâchoires de l'Hesperornis et du plus petit *Ichthyornis* que Marsh a fait sa sensationnelle découverte des dents des Oiseaux, découverte confirmée par de nouvelles études sur le type classique d'Oiseau fossile *Archæopteryx*. Ces Plongeurs des mers crétacées (*Hesperornis*) ressemblent aux modernes Plongeons et sont un des nombreux exemples de l'attraction exercée

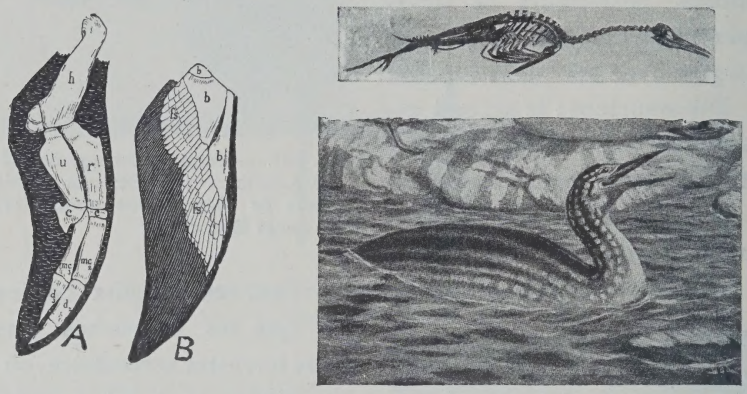


FIG. 103. — Évolution aquatique régressive des ailes et des formes corporelles. *Aile d'un Pingouin (A) transformée en nageoire, ressemblant à celle d'un Requin (B). Squelette de l'*Hesperornis *(C) du Muséum américain d'histoire naturelle et reconstitution de l'*Hesperornis *par* HEILMAN, *montrant la transformation du type d'Oiseau volant en type aquatique nageant et son évolution convergeant vers la forme du Requin, de l'Ichthyosaure et du Dauphin (voir fig. 37).*

par la nourriture aquatique sur les animaux du littoral, qui se sont aventurés à sa recherche. Comme chez les Pingouins de l'Antarctique, les plus spécialisés des Oiseaux nageant modernes, l'aile évolue secondairement en nageoire ou rame, tandis que le corps revêt, dans une évolution également secondaire, la forme allongée qui diminue la résistance de l'eau dans la natation rapide.

HYPOTHÈSES SUR LES CAUSES DE L'ARRÊT DANS L'ÉVOLUTION DES REPTILES

Parmi les dix-huit grands ordres de Reptiles qui ont évolué sur la terre, dans les mers et dans les airs, pendant les quelque douze millions d'années du long âge des Reptiles, cinq seulement ont survécu jusqu'à nos jours : les Tortues (Chéloniens), les Hatterias (Rhynchocéphales), les Lézards (Sauriens), les Serpents (Ophi-

diens) et les Crocodiles (Crocodiliens). Si l'évolution, comme nous l'avons admis, est en partie la sommation des accélérations, des équilibres et des ralentissements dans la vitesse des caractères, les cinq ordres survivants de Reptiles paraissent représenter des organismes où le plus grand nombre des caractères ont perdu leur vitesse, et qui, par suite, ont rendu relativement stationnaire l'ordre des Reptiles dans son ensemble.

L'évolution des cinq ordres survivants ou bien a été extrêmement lente, ou bien a été complètement arrêtée pendant les trois millions d'années qu'on assigne généralement à l'époque tertiaire. On ne distingue que par des modifications minimes les Tortues et les Crocodiles de la base du Tertiaire de ceux qui existent aujourd'hui.

Ainsi, pendant quelque trois millions d'années le monde végétal tout entier, le monde des Invertébrés, celui des Poissons, des Amphibiens et des Reptiles sont restés à l'état d'équilibre statique, n'offrant que des types persistants et stables, alors que les Mammifères, issus il y a quelque trois millions d'années de formes très petites et sans éclat, ont présenté une longue évolution, rayonnant sur tous les territoires géographiques occupés antérieurement par les Reptiles et passant par des phases innombrables, non seulement d'évolution directe, mais encore d'évolution alternée et régressive. Les Oiseaux à température constante et élevée se sont certainement développés pendant la même période, quoiqu'il reste peu de témoignages fossiles de leur évolution.

Il y a là un des exemples les plus frappants des différences qui existent dans la puissance de la chromatine héréditaire ou dans les impulsions évolutives internes, qui sont à la base de tous les changements visibles de forme ou de fonction. Si nous sommes autorisés à appliquer la loi des quatre complexes physicochimiques (voir plus haut, p. 17), nous avons quatre raisons de n'attribuer cet arrêt relatif dans le développement des Reptiles ni à un arrêt du milieu physique et vivant environnant, ni à une inertie relative corporelle, qui auraient affecté le protoplasme et la chromatine somatiques. Ces raisons sont les suivantes :

1° Nous avons déjà noté que chez les Reptiles la rapidité de l'adaptation purement mécanique est complètement indépendante à la fois de la puissance cérébrale et de l'activité nerveuse, fait qui paraît porter un coup à l'hypothèse d'une *direction psychique* (voir plus

haut, p. 130), sur laquelle les explications évolutionnistes de Lamarck, Spencer et Cope sont en grande partie fondées. Cette loi de l'indépendance entre le perfectionnement mécanique et la puissance cérébrale trouve également son application chez les Mammifères, parmi lesquels les animaux à petit cerveau des temps tertiaires primitifs, les premiers Mammifères qui apparurent, ont développé leurs mécanismes moteurs aussi rapidement et plus rapidement que les Mammifères à cerveau évolué.

2° La rapidité d'évolution des caractères est également indépendante de la température corporelle ; car, si l'évolution mécanique des Oiseaux et des Mammifères à température élevée a été très rapide et très remarquable, on ne peut pas dire qu'elle l'ait été davantage que celle des Reptiles à température variable. Il n'est donc pas nécessaire de chercher les causes de la *rapidité d'évolution des caractères mécaniques* dans les influences psychiques du cerveau, dans le système nerveux, dans l'action « lamarckienne » de l'exercice répété des organes, ni dans une température plus ou moins élevée du système circulatoire.

3° L'arrêt relatif de l'évolution des Reptiles pendant l'âge des Mammifères n'est pas dû non plus à l'arrêt dans les changements extérieurs du milieu ; car ces changements ont été au moins aussi considérables, sinon davantage, que pendant l'âge précédent des Reptiles.

4° Enfin, il n'y a pas de témoignage que la sélection naturelle se soit moins exercée sur les Reptiles pendant l'âge des Mammifères que pendant l'âge précédent.

Nous écartons ainsi quatre parmi les cinq facteurs d'actions : le milieu physique environnant, l'usage et le développement individuels, le milieu vivant environnant et la sélection, comme causes rationnelles de l'arrêt relatif dans l'évolution des Reptiles.

Par suite, les causes de cet arrêt paraissent reposer dans la chromatine héréditaire et consister en une diminution des interactions et une réduction de l'activité des « messagers » physicochimiques, qui, dans notre hypothèse, figurent parmi les causes essentielles de la rapidité de l'évolution (6). L'inertie morphologique dont témoignent

(6) Les modifications du milieu inorganique (conditions de température, d'alimentation, etc.) et du milieu vivant (petits Mammifères destructeurs des œufs, microbes, etc...) peuvent expliquer l'*extinction* de certains groupes, mais n'expliquent

ces types statiques et persistants de Reptiles, ressemble à l'inertie de certains caractères propres aux individus.

guère, directement, l'*arrêt* dans l'évolution morphologique des survivants. Cet arrêt pourrait être attribué à une diminution de plasticité d'organes très spécialisés à leurs fonctions. L'explication par une inertie propre à la chromatine héréditaire est, pour le moins, conjecturale. (*Note du traducteur.*)

CHAPITRE VIII

ÉVOLUTION DES MAMMIFÈRES (1)

Premiers Mammifères : insectivores et arboréaux, p. 215. — Évolution des caractères « singuliers » et corrélation physicochimique, p. 218. — Hypothèses sur les causes de l'évolution des Mammifères, p. 225. — Principaux modes d'évolution des caractères chez les Mammifères, p. 230. — Réactions des Mammifères aux changements du milieu, p. 231. — Succession générale des Mammifères dans l'Amérique du nord, p. 237. — Évolution de la chromatine dans les nouveaux caractères partiellement prédéterminés par l'hérédité. Importance des changements de proportions, p. 240. — Apparition de nouvelles proportions dans les caractères non prédéterminés par l'hérédité, p. 242. — L'Afrique, grand théâtre d'expansion des Mammifères, p. 245. — Inférences tirées de l'observation des modes de l'évolution, p. 250. — Direction à donner aux expériences et aux recherches futures, p. 255.

Il a fallu le génie d'un Linné, le grand naturaliste suédois, pour ranger dans la même classe des animaux aussi différents que la petite Musaraigne insectivore et la Baleine gigantesque et rapace. Cent vingt-cinq années d'explorations et de recherches continues ont été nécessaires pour établir que la Baleine (fig. 104) non seulement est apparentée à un type insectivore, qui diffère peu des Musaraignes arboréales actuelles, mais qu'elle en est un descendant peu éloigné ; car les transformations de taille, de fonctions et de formes entre ces deux extrêmes ont demandé une durée, qui, à l'échelle des temps géologiques que nous avons adoptée, peut être évaluée à dix millions d'années.

(1) Pour la bibliographie française, voir Chapitres V et VI, notes 1. (*Note du traducteur.*)

PREMIERS MAMMIFÈRES : INSECTIVORES ET ARBORÉAUX

Huxley, dans ses essais de reconstitution du grand arbre généalogique des Mammifères, a été le premier à appliquer sur une

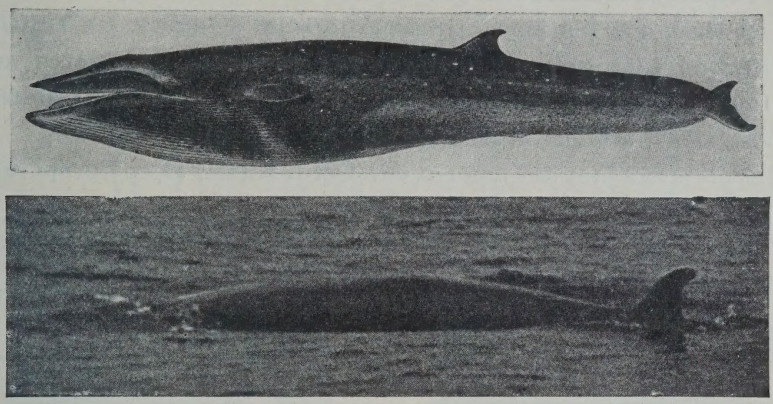


FIG. 104. — Baleine (*Balænoptera borealis*).
Longueur totale : 15 mètres. En haut, reconstitution ; en bas, photographie d'après ANDREWS.

grande échelle les principes de Darwin et à prédire que la plus ancienne forme ancestrale des Mammifères devait être cherchée

FIG. 105. — La Musaraigne arboréale actuelle *Tupaia*.
Mammifère insectivore, qui est considéré comme le plus voisin du prototype des Mammifères placentaires supérieurs.

dans le type insectivore. Les travaux ultérieurs (2) se sont tous

(2) La théorie insectivore et arboréale de l'origine des Mammifères a été récemment défendue par le Dr William Diller Matthew du Muséum américain d'histoire naturelle, par le Dr William K. Gregory de l'Université de Colombie (*The Orders of Mammals*) et par le Dr Elliot Smith de l'Université de Glascow.

orientés dans la même direction, les habitudes insectivores et, à bien des points de vue, le mode d'existence arboréal paraissant caractéristiques des premiers Mammifères. Une preuve de ce mode d'existence est fournie par les adaptations de la patte postérieure de nombreux Mammifères primitifs et même de l'embryon humain. C'est ainsi que les Musaraignes arboréales actuelles, les Tupaias d'Afrique (fig. 105), ressemblent par plusieurs caractères aux formes ancestrales hypothétiques du Crétacé, d'où les Primates (Lémuriens, Simiens et Hominiens) sont probablement issus.

Après les travaux de Cuvier, d'Owen et de Huxley (3) en Europe, une

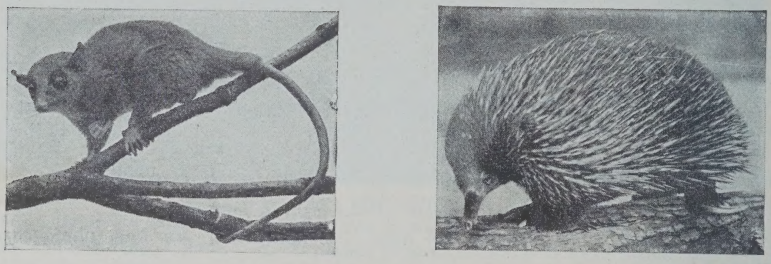


FIG. 106. — Types primitifs de Monotrèmes et de Marsupiaux.

A droite : Monotrème Echidna *recouvert de piquants, mangeur de Fourmis. A gauche : Marsupial* Didelphys, *Sarigue arboréale de l'Amérique du Sud. Photographies de spécimens du Zoological Park de New-York.*

période de recherches active a été inaugurée en Amérique par Leidy au milieu du XIX^e^ siècle et continuée dans les régions arides de l'ouest par Cope, Marsh (4) et leurs successeurs avec une si grande énergie que l'Amérique est devenue le véritable centre (5) de la paléontologie des Vertébrés. En rapprochant ces travaux des recherches plus anciennes ou récentes, qui ont été poursuivies par des savants de tous les pays en Europe, Asie, Afrique, Australie et dans l'Amérique du sud, il est possible de reconstituer le grand arbre généalogique des Mammifères (fig 107) d'une façon beaucoup plus complète et plus exacte que celui des Reptiles (fig. 67, p. 117), des Amphibiens (fig. 55, p. 164) et des Poissons (fig. 46, p. 154).

La parenté des Mammifères ancestraux avec les Reptiles du Permien est théoriquement établie par la survivance d'un ordre unique

(3) De Rütimeyer, A. Gaudry, Filhol, etc., pour ne citer que quelques morts. (*Note du traducteur.*)

(4) OSBORN. (*Note du traducteur.*)

(5) Un des principaux centres. (*Note du traducteur.*)

de Mammifères ovipares primitifs, les Monotrèmes de l'Australie et de la Nouvelle-Guinée (fig. 106). La transition entre les Ovipares et les Vivipares placentaires, constituée par l'ordre également unique

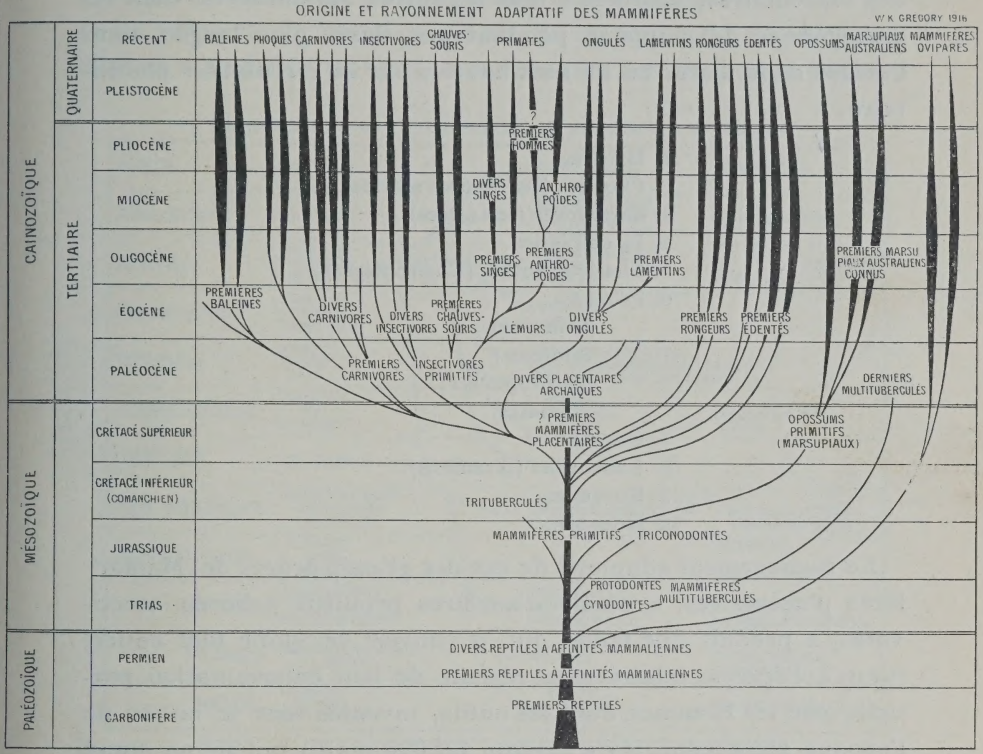


FIG. 107. — Phylogenèse des Mammifères.

Rayonnement adaptatif des Mammifères, qui sont issus des Reptiles Cynodontes triasiques et se divisent en trois branches principales : A) les Mammifères primitifs reptiliens et ovipares (Monotrèmes) ; B) les Mammifères vivipares intermédiaires aplacentaires, munis de poches renfermant les mamelles (Marsupiaux, Sarigues, etc...) ; C) les véritables Placentaires, qui se détachent de formes primitives petites, arboréo-insectivores (Trituberculata), *à la fin du Trias et se répartissent en quatre grands groupes : 1) les Mammifères à griffes ou ongles* (Onguiculés), *2) les Primates, 3) les Mammifères à sabots* (Ongulés) *et 4) les Cétacés. Cette grande évolution et cette expansion adaptative, qui donnent naissance à une trentaine d'ordres, se produisent principalement pendant les quelque quatre millions d'années qui s'écoulent du Crétacé supérieur à la fin du Tertiaire. Comme chez les Reptiles, la phase adaptative primaire arboréo-terrestre rayonne dans les divers habitats par* évolution directe, *par* évolution régressive *et par* évolution alternée. *Diagramme préparé pour l'auteur par* W.-K. GREGORY.

des Mammifères à poches, vivipares, mais aplacentaires de l'Australie, qui mettent leurs petits au monde dans un état d'immaturité, représente un rayonnement adaptatif, sur le grand continent aus-

tralien, d'un type primitif de petits Mammifères arboréaux, dont les Sarigues actuelles de l'Amérique du nord et du sud (fig. 106) sont une forme caractéristique. Le troisième grand groupe, celui des Placentaires, comprend tous les autres Mammifères, dont les embryons se développent, pendant une durée plus longue, dans l'utérus de la mère, où ils sont nourris par la circulation placentaire.

1. Baleines.
2. Phoques (Carnivores marins).
3. Carnivores (terrestres).
4. Insectivores.
5. Chauves-Souris (Chéiroptères).
6. Primates :
   Lémuriens;
   Simiens ;
   Anthropoïdes;
   Hommes.
7. Ongulés.
8. Lamantins (Siréniens).
9. Rongeurs.
10. Édentés.

Le rayonnement adaptatif de ces dix grands ordres de Mammifères placentaires, à partir d'ancêtres primitifs arboréo-insectivores, a produit une faune qui a couvert le globe tout entier, jusqu'à l'époque relativement récente de leur extermination partielle par les Hommes, dont les outils, inventés vers le milieu de l'époque pléistocène, il y a environ 125000 ans (6), ont été un grand instrument de destruction.

ÉVOLUTION DES CARACTÈRES SINGULIERS (*SINGLE CHARACTERS*) ET CORRÉLATION PHYSICOCHIMIQUE

Les principaux modes de l'évolution, tels qu'on les observe chez les Mammifères, sont de trois sortes :

I. Apparition de caractères nouveaux, d'une façon soudaine, graduelle ou continue, fortuitement ou conformément à une loi.

(6) Cette précision est téméraire ; voir sur ces chronologies les sages réserves de M. Boule, dans son bel ouvrage : *Les Hommes fossiles*, ch. II, 2e partie, *Chronologie absolue*, p. 54-64, Masson, 1920.

II. Changements quantitatifs ou intensifs dans les proportions des caractères, de la forme et de la couleur.

III. Réactions des caractères d'un organisme aux modifications du milieu environnant et du comportement individuel.

Le principe d'explication, la clé de ces trois modes d'évolution doit être cherchée d'abord dans le milieu terrestre, aquatique ou

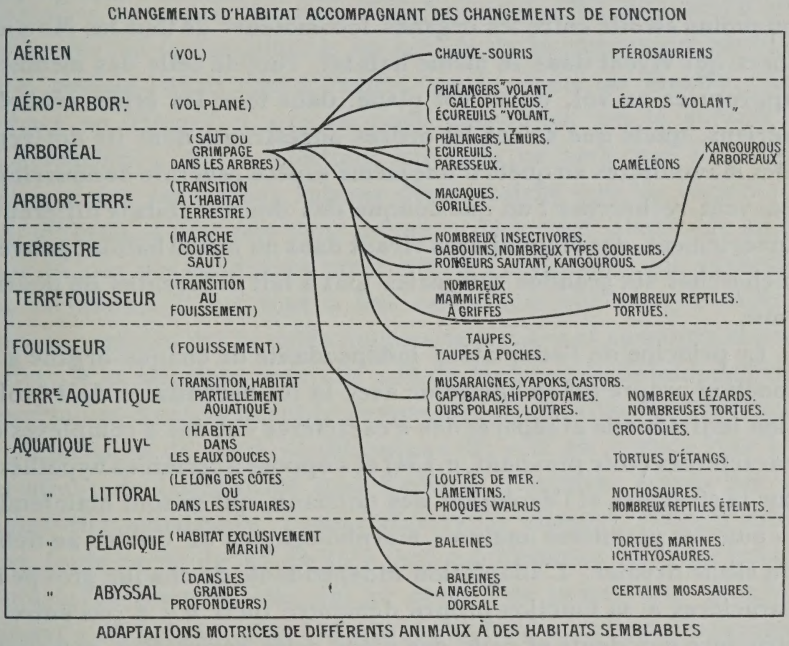


FIG. 108. — Rayonnement adaptatif des Mammifères.

Les Mammifères, probablement issus d'un type sauteur ou grimpeur arboréal, rayonnent par adaptation dans d'autres habitats et acquièrent ainsi divers types morphologiques et locomoteurs plus ou moins convergents, analogues à ceux qu'a produits l'évolution antérieure des Reptiles (colonne de droite), des Amphibiens et des Poissons. Diagramme par OSBORN *et* GREGORY.

aérien où le Mammifère se meut. La complexité des influences environnantes peut être comparée à celle d'une serrure possédant un nombre presque illimité de combinaisons. Car les adaptations des dents aux divers régimes d'alimentation insectivore, carnivore et herbivore, peuvent être similaires chez des Mammifères vivant dans des milieux extrêmement différents; tandis que les adaptations de l'appareil locomoteur, membres et pieds, à l'habitat arboréal primitif ont donné naissance par évolution à des structures appropriées

à chacun des onze autres habitats (plus haut, p. 142 et fig. 108). Il se produit ainsi, invariablement et indépendamment, un double rayonnement adaptatif : celui des dents, celui des membres et des pieds, et par suite une double série d'organes en évolution. Il existe toujours, par exemple, une analogie plus ou moins étroite entre les dents de tous les Mammifères insectivores, quel que soit l'habitat où ils trouvent leur nourriture. De même il existe une analogie plus ou moins étroite entre les organes locomoteurs de tous les Mammifères qui vivent dans le même habitat, comme celle des membres appropriés au vol, ou au vol plané, dans tous les types arboréo-aériens, quels que soient les ordres ancestraux dont ils dérivent. Des Mammifères en quête d'une même espèce générale de nourriture peuvent rechercher l'un quelconque des douze habitats différents. Inversement, des Mammifères vivant dans un même habitat peuvent y chercher six grandes catégories tout à fait différentes de nourriture.

Le principe de l'adaptation indépendante de chaque organe à sa fonction propre est en harmonie avec la loi héréditaire de l'évolution individuelle et séparée des « caractères » et des « complexes de caractères » (voir plus haut, p. 134) et s'oppose à certaines hypothèses sur la structure et l'évolution des animaux, qui se sont maintenues depuis les premières analyses morphologiques de Cuvier au début du siècle dernier. L'adaptation indépendante de chaque groupe de caractères à sa fonction propre démontre qu'il n'y a pas entre la structure des dents et celle des pieds cette corrélation essentielle qu'a affirmée Cuvier dans sa plus fameuse synthèse : « la loi de corrélation » (7).

Ce principe de l'adaptation double, triple ou multiple détruit aussi toute forme de la croyance en une tendance au *perfectionnement interne*, qui orienterait l'évolution des animaux dans une ou plusieurs directions particulières. Enfin, il ne s'oppose pas moins à l'hypothèse originelle de Darwin sur la sélection naturelle, d'après laquelle les dents, les membres et les pieds auraient subi des variations fortuites, plutôt qu'une évolution soumise à des lois encore inconnues.

(7) Il existe une corrélation, une coordination et une cooperation entre toutes les parties de l'organisme, mais dans un sens différent de celui de Cuvier. Contrairement aux idées de Cuvier, il est impossible de prévoir la structure des pieds par l'observation de la structure des dents.

Les adaptations qui se sont produites dans la recherche de diverses sortes de nourriture, et celles qui ont eu pour objet de résoudre les problèmes mécaniques de la locomotion, de l'attaque et de la défense dans les douze habitats, n'ont pas été fortuites. Les observations faites sur des familles de Mammifères en cours d'évolution directe, régressive ou alternée, ne comportent qu'une interprétation, à savoir que l'évolution des caractères s'est produite par adaptation dans des directions définies et que cette évolution n'est pas limitée par la constitution ancestrale de la chromatine héréditaire, comme l'avait conçu l'esprit systématique de Huxley. Le passage où Huxley a exposé cette conception est le suivant : « L'importance de la sélection naturelle ne sera pas affaiblie, même si des recherches futures démontraient que *les variations sont définies et orientées dans certaines directions plutôt que dans d'autres* par des conditions inhérentes à l'organisme qui présente des variations. Il est tout à fait concevable que chaque espèce tende à produire des variétés limitées en nombre et en nature et que l'effet de la sélection naturelle soit de favoriser le développement de certaines d'entre elles et de s'opposer à d'autres dans l'orientation prédéterminée de leurs modifications (8). » Il est certain que les variations de l'organisme sont limitées à certains égards par la chromatine héréditaire, comme Huxley l'a imaginé. Mais, d'autre part, toute partie de Mammifère peut manifester au cours des temps géologiques une plasticité, qui lui permet de passer d'un premier habitat à un second, puis à d'autres, de telle sorte que finalement les traces de l'adaptation à des habitats antérieurs et des phases anatomiques correspondantes peuvent être presque complètement perdues. La chromatine héréditaire ne détermine jamais à l'avance dans quel milieu nouveau l'ensemble d'une famille de Mammifères peut être jeté ; cette invasion est l'effet de changements géologiques et atmosphériques, ainsi que des tendances et des initiatives de l'organisme (voir plus haut, p. 102). L'un des exemples les plus remarquables qui ait été découvert est celui de l'adaptation aquatique régressive du *Zeuglodon* (9), d'abord terrestre, puis aqua-

(8) HUXLEY (Thomas), 1893, p. 223 (1re édit., 1878).

(9) Le *Zeuglodon* appartient à un rameau latéral hautement spécialisé des familles de premières Baleines pourvues de dents. Les véritables Baleines peuvent provenir des genres *Protocetus*, ancêtre probable des Baleines pourvues de dents, et *Patriocetus*, qui associe les caractères des Zeuglodons et ceux des Baleines à fanons.

tique, qui a pris successivement l'apparence d'un Chien, d'un Poisson, d'une Anguille. Cette espèce particulière de Baleine (*Archæoceti*) paraît être le produit de l'évolution, dans les eaux pélagiques et littorales de l'Éocène africain, d'un Mammifère ancestral exclusivement terrestre (apparenté à l'*Hyœnodon*), dont le corps avait les proportions du Loup et du Chien, et qui était lui-même le descendant d'un ancêtre arboréal très éloigné. Ainsi, dans sa longue histoire, le *Zeuglodon* est passé par au moins trois habitats et par les phases de vie correspondantes.

Cependant, à un autre point de vue, Huxley avait raison, car les paléontologues ont observé dans les caractères issus de la chromatine une *prédétermination* d'une autre sorte : la production, sous l'action de causes que nous ne connaissons pas, d'une tendance à l'apparition indépendante, à des époques géologiques différentes, de *caractères similaires nouveaux et utiles*. Un grand nombre de caractères proviennent non des formes ancestrales somatiques, mais de prédispositions et de tendances invisibles de la chromatine héréditaire. Par exemple, tous les descendants d'un groupe de Mammifères sans cornes peuvent présenter sur le front, à diverses époques géologiques, des excroissances cornues similaires Ce principe de l'hérédité est à la base de ce qu'Osborn a appelé la *loi de rectigradation* (10). Ce n'est pas tout : lorsqu'un nouveau caractère ou un nouveau groupe de caractères a fait son apparition, son évolution invisible dans la chromatine peut prendre certaines directions définies et s'accumuler dans les générations successives, conformément au principe de la *Mutationrichtung*, aperçu pour la première fois par Neumayr (voir plus haut, p. 126). En d'autres termes, la tendance d'un caractère à évoluer dans une direction s'accumule souvent dans les générations successives jusqu'à ce qu'il atteigne son apogée.

L'application de notre principe des actions et réactions incessantes de quatre complexes physicochimiques (soumis à la sélection naturelle) à l'apparition définie et régulière de myriades de caractères (tels que ceux qui sont impliqués dans le passage du type de la Musaraigne au type du Loup, et de celui-ci au type du *Zeuglodon* en forme d'Anguille) n'a pas encore la valeur d'une hypothèse

(10) « Orthogenèse » de Naegeli, Eimer, Cope, etc. Voir DELAGE et GOLDSMITH, *Les théories de l'évolution*, Ch. XIX. (*Note du traducteur.*)

efficace (*working hypothesis*), encore moins celle d'une explication. La vérité est que les *causes* de la coadaptation ordonnée de caractères distincts et indépendants sont encore un mystère, qu'on commence seulement à pénétrer obscurément.

Comme autre illustration de la complexité de l'évolution chez les Mammifères, examinons l'application de la loi de l'adaptation alternante de Dollo (voir plus haut, p. 185) à l'évolution du Kangourou arboréal (*Dendrolagus*), qui appartient à l'ordre des Marsupiaux ou Mammifères à poches. C'est un cas où plusieurs stades intermédiaires ont survécu dans les types existants. Ces Kangourous ont passé par quatre phases théoriques : 1) une phase arboréo-

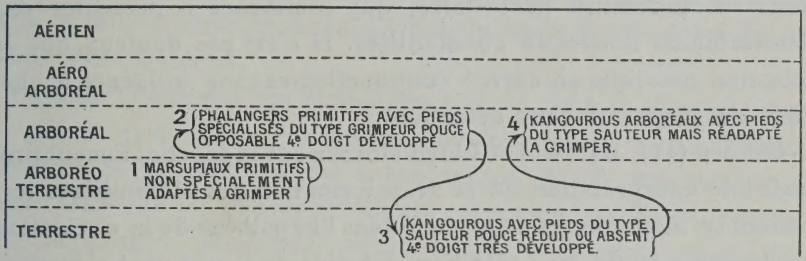


FIG. 109. — Quatre phases d'adaptation chez les Kangourous (Marsupiaux) selon la loi de Dollo.

1. *Phase primitive arboréo-terrestre : formes arboréales et terrestres.*
2. *Phase primitive arboréale des Phalangers* (Phalangista)*: formes arboréales.*
3. *Phase terrestre des Kangourous sauteurs : formes terrestres sauteuses.*
4. *Phase arboréale secondaire grimpante : Kangourous arboréaux.*

terrestre, à laquelle appartiennent des Marsupiaux primitifs tels que les Sarigues, sans adaptation grimpante spécialisée ; 2) une phase arboréale véritable, celle des Phalangers (*Phalangista*), dont le pied est apte à grimper, possédant un pouce opposable (*hallux*) et un quatrième doigt renforcé ; 3) une phase terrestre sauteuse, représentée par les Kangourous, dont le pied est du type sauteur, le pouce (*hallux*) réduit ou absent, le quatrième doigt très renforcé ; 4) une seconde phase arboréale, représentée par les Kangourous arboréaux (*Dendrolagus*), dont les membres sont essentiellement du type terrestre coureur et sauteur, mais ont été réadaptés à grimper.

Il est clair qu'il ne peut pas y avoir dans la chromatine héréditaire de ces Mursupiaux une tendance interne au perfectionnement et à la prédétermination, anticipant un cours aussi tortueux que celui de cette évolution de la vie terrestre à la vie arboréale,

avec retour de la vie arboréale à une vie terrestre très spécialisée et finalement de cette seconde phase de vie terrestre, adaptée au saut, à la vie arboréale antérieure. Dans l'évolution du Knagourou arboréal, l'adaptation n'est certainement pas limitée par des tendances de la chromatine héréditaire à évoluer dans certaines directions. La théorie physicochimique de ces remarquables adaptations alternantes est que l'animal, abandonnant l'habitat terrestre et acquérant un comportement arboréal, inaugure une série tout à fait nouvelle d'interactions avec le milieu physique et vivant environnant dans ses cellules somatiques et dans son développement individuel, ainsi que, d'une façon encore complètement inconnue, dans sa chromatine héréditaire, qui commence à présenter des déterminants nouveaux ou modifiés. Il n'est pas douteux que la sélection naturelle ait exercé continuellement son influence à chacune des étapes de cette évolution.

Osborn (11), Baldwin et Lloyd Morgan ont indépendamment proposé une interprétation de la transformation des Mammifères terrestres en Mammifères arboréaux dans l'hypothèse de la « sélection organique » ou de la « sélection coïncidente », qui peut s'énoncer ainsi : les variations somatiques individuelles et les adaptations dues à la croissance et aux habitudes, quoique non héritables, tendraient à protéger l'organisme pendant sa longue transition de la vie terrestre à la vie arboréale ; elles aideraient la famille à traverser la période critique et permettraient au temps d'exercer une influence favorable sur les prédispositions et les tendances de la chromatine héréditaire à la fonction et à la structure arboréales ; elles tendraient aussi à éliminer toutes les prédispositions morphologiques et fonctionnelles de la chromatine qui auraient pour effet d'adapter le Mammifère à vivre dans tout autre habitat. Cette interprétation est en harmonie avec notre loi de l'influence continue de la sélection sur les actions, réactions et interactions somatiques ; mais elle n'aide pas à expliquer l'apparition bien définie des caractères nouveaux, qui ne peuvent pas être soumis à la « sélection organique » avant d'exister. Il n'y a pas non plus de preuve que, tandis que l'organisme s'adapte à un mode déterminé d'existence, il se produirait dans la chromatine héréditaire des variations fortuites correspondant aux autres modes d'existence.

(11) OSBORN (H.-F.), 1897.

HYPOTHÈSES SUR LES CAUSES DE L'ÉVOLUTION CHEZ LES MAMMIFÈRES

Nous n'avons parlé jusqu'ici que des *modes de l'évolution*; nous n'avons rien dit de ses *causes*. Dans les spéculations sur les *causes* de l'*évolution des caractères* chez les Mammifères et dans les comparaisons de ces caractères avec ceux des Vertébrés inférieurs et même des Invertébrés, il est très important d'avoir présentes à l'esprit les preuves que nous avons données de la conservation, dans la chromatine héréditaire des Mammifères, de toutes les propriétés utiles, fonctionnelles et morphologiques, qui se sont accumulées dans la longue série ancestrale depuis le stade des Protozoaires et même des Bactéries.

Puisque l'embryon des Mammifères passe dans sa structure par la phase protozoaire primitive (unicellulaire) et les phases métazoaires (pluricellulaires) subséquentes, il est probable qu'il passe aussi par les phases chimiques correspondantes. La chromatine héréditaire reproduit même, dans le développement des Mammifères supérieurs, des stades primitifs du développement des Poissons, comme par exemple la structure des arcs branchiaux de chaque côté du larynx, qui, par changement de fonction, servent à former les cartilages primaires des mâchoires des Mammifères (cartilages de Meckel) et les ossicules osseux qui sont en relation avec la fonction auditive de l'oreille moyenne (théorie de Reickert). D'autres phases de la structure ancestrale profonde des Protozoaires, des Poissons et des Reptiles se sont également enregistrées dans toutes les parties du corps des Mammifères. Au cours de l'évolution de l'espèce, il peut y avoir des changements d'adaptation, comme ceux qui dérivent de la loi du *changement de fonction* (*Prinzip des Funktionswechsels*), énoncée clairement pour la première fois par Anton Dohrn en 1875. Mais aucune fonction n'est perdue sans raison et la chromatine héréditaire conserve tous les caractères que les changements de fonction et l'adaptation peuvent utiliser.

Le principe que nous observons dans la conservation des caractères adaptatifs et des fonctions pourra être retrouvé dans la conservation des actions, réactions et interactions physicochimiques ancestrales de l'organisme, depuis le stade le plus primitif des Protozoaires. Les messagers chimiques fondamentaux — enzymes ou catalyseurs

organiques, hormones et chalones et autres facteurs d'accélération, de ralentissement et d'équilibre de la formation organique (voir plus haut, p. 57, 64) — ne se sont certainement pas perdus. S'ils ont été utiles, ils ont été conservés, groupés, incessamment compliqués, en vue de régler les merveilleuses coordinations et corrélations des divers organes des Mammifères. Les principales glandes endocrines (à sécrétion interne), ainsi que les glandes à conduit, qui étaient déjà constituées dans le stade des Poissons (voir plus haut, p. 147) et où on peut les suivre partiellement jusqu'au stade de l'*Amphioxus* (Chordé), ont certainement leur origine chez les ancêtres (Protochordés) des Vertébrés, qui remontent aux époques cambrienne et précambrienne.

Puisque ces fonctions d'interaction chimique chez les Mammifères sont si extrêmement anciennes, nous sommes en droit d'attribuer une aussi haute antiquité à l'emmagasinement chimique, et d'admettre que la capacité de la chromatine d'emmagasiner du phosphate et du carbonate de calcium dans le squelette et dans l'armure défensive des Protozoaires, il y a quelque cinquante millions d'années, est la même que la capacité de construire l'admirable squelette interne des Mammifères et de produire les formes variées des armures offensives et défensives du type calcique, comme celles du type chitineux.

C'est, en outre, par les analogies fondamentales de la constitution chimique des Poissons, des Amphibiens, des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères qu'il est possible d'interpréter les analogies de l'évolution morphologique et de comprendre pourquoi, dans des conditions semblables de milieu et d'évolution individuelle, les Mammifères répètent un si grand nombre de phases morphologiques dans leur adaptation à des milieux, que les formes inférieures de la vie avaient antérieurement traversés. A mesure qu'elle se développe, la complexité de la structure est un reflet ou une image de la complexité physicochimique. Nous pouvons saisir par l'analyse anatomique la complexité morphologique d'un grand animal comme la Baleine par exemple (fig. 104); mais la complexité physicochimique de la Baleine est jusqu'à présent complètement inconcevable.

Dans les recherches sur la complexité physicochimique des Mammifères (qui ont été si fortement stimulées par les travaux d'Ehrlich et qui ont été développées par des savants plus récents) il y a peu d'études qui répandent autant de lumière que celles de

Reichert et Brown (12) sur les cristaux d'oxyhémoglobine, la matière colorante rouge du sang des Mammifères. Leurs travaux démontrent que chaque espèce de Mammifère possède une forme parfaitement distincte et spécifique de cristaux d'hémoglobine et qu'il existe des degrés multiples de parenté et d'affinité spécifique dans la cristallographie de l'hémoglobine. C'est ainsi que les diverses variétés de la famille des Canidés, telles que le Chien domestique, le Loup, le Dingo d'Australie, le Renard rouge, le Renard polaire et le Renard gris, ne présentent que de très faibles différences dans les formes cristallines

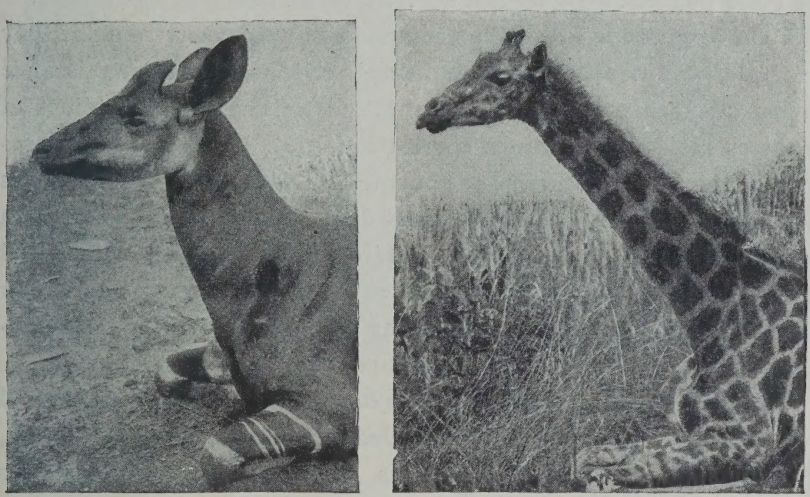


FIG. 110. — Évolution des proportions d'un caractère : longueur du cou.
A gauche : Okapi, Girafe à cou court des forêts du Congo, qui broute les branches basses des arbres ; à droite : Girafe à long cou des plaines et savanes de l'Afrique, qui broute les branches plus élevées des arbres. D'après LANG.

de l'oxyhémoglobine. Les conclusions philosophiques que ces savants ont dégagées de leurs recherches sont les suivantes (13) :

« Le nombre inconcevable des différences constitutives d'une protéine déterminée est illustré par le fait que la molécule de sérum albumine peut présenter, d'après les évaluations, 1 000 000 000 (un milliard) de stéréo-isomères. Si nous admettons que le sérum globuline, la myoalbumine et autres protéines complexes, en présentent un nombre comparable et que les protéines plus simples, les

(12) REICHERT (E.-T.) et BROWN (A.-P.), 1909, p. III-IV.
(13) Quelques mots ont été ajoutés entre parenthèses pour faciliter les rapprochements avec certaines dénominations employées dans notre ouvrage.

graisses, les hydrates de carbone et peut-être d'autres substances organiques complexes en présentent seulement une fraction, on pourra facilement concevoir comment toutes les différences qui caractérisent les genres, les espèces et les individus peuvent dériver de différences primaires dans la constitution chimique des substances vivantes et de différences secondaires dans leur composition chimique. En outre, comme les facteurs qui font apparaître des variations constitutives dans une substance vivante doivent produire en même temps des variations corrélatives dans d'autres, les variations de l'une peuvent logiquement servir d'index commun aux autres.

« On comprendra de même comment le milieu environnant, par exemple, peut modifier le métabolisme individuel et donner naissance à des changements dans la constitution de certaines protéines et d'autres molécules vivantes correspondantes. Quoique ces changements soient trop infimes pour pouvoir être décelés par les méthodes actuelles de la chimie, elles peuvent être néanmoins suffisantes non seulement pour produire des différenciations physiologiques et morphologiques chez les individus, mais encore pour se manifester physiologiquement (c'est-à-dire dans les fonctions) et morphologiquement (c'est-à-dire dans la structure) chez les descendants. »

Ces indications permettent d'entrevoir dans quelles directions il conviendrait de porter aujourd'hui les recherches, sinon des causes, du moins de certaines interactions chimiques de l'évolution des Mammifères.

La *cause* des proportions différentes du corps, comme le long cou des Girafes qui broutent les branches supérieures des arbres, est un des problèmes classiques de l'adaptation.

Au début du XIX^{e} siècle Lamarck (voir plus haut, p. 130) a attribué l'allongement du cou à l'hérédité des modifications corporelles acquises au cours de l'existence individuelle par l'habitude de tendre le cou. Darwin attribuait l'allongement du cou à une sélection constante des individus et des variétés qui naissaient avec les cous les plus longs. Darwin avait probablement raison. Nous avons là sans doute un exemple de sélection naturelle dans la lutte pour l'existence, la longueur du cou ayant un rapport direct avec l'acquisition de la nourriture.

Mais il existe beaucoup d'autres changements de proportions chez les Mammifères, qui ne paraissent pas avoir de valeur sélective,

comme par exemple chez l'Homme la forme longue de tête (dolichocéphalie) ou large (brachycéphalie), la forme épaisse ou effilée des doigts (brachy ou dolichodactylie), qui ont été considérées comme des caractères apparaissant à la naissance (congénitaux) et se transmettant par hérédité. La brachydactylie peut persister dans plusieurs générations; mais jusqu'à une époque récente personne n'avait pu en indiquer la cause.

On sait maintenant (14) que la brachydactylie et la dolichodactylie peuvent être provoquées au cours de la vie de l'individu par un

FIG. 111. — Effets de l'ablation des glandes thyroïde et parathyroïde.

A droite : Mouton normal de quatorze mois. A gauche : Mouton de même âge dont les glandes thyroïde et parathyroïde ont été enlevées douze mois auparavant. D'après Sutherland SIMPSON.

FIG. 112. — Effets de l'ablation de la glande pituitaire (hypophyse).

A droite : Chien normal de douze mois. A gauche : Chien de même âge et de régime identique, dont la glande pituitaire (hypophyse) a été enlevée dix mois auparavant. D'après ASCHNER.

état anormal d'une glande à sécrétion interne située au-dessous du cerveau, la glande pituitaire ou hypophyse. Si la sécrétion de cette glande est excessivement active (hyperpituitisme), la main s'élargit et les doigts s'épaississent (fig. 8, B, p. 67); si elle est anormalement insuffisante (hypopituitisme), les doigts s'amincissent et s'affilent (fig. 8, C). Ainsi les sécrétions internes d'une glande sans conduit, très ancienne, qui est reliée au cerveau et qui est originaire du plafond buccal chez nos plus anciens ancêtres Poissons,

(14) CUSHING (Harvey), 1912, p. 253, 256.
Voir sur cette question : E. GLEY, *Exposé des données expérimentales sur les corrélations fonctionnelles chez les animaux*, dans *Année biologique*, t. I, 1896, p. 313 ; *Les sécrétions internes*, 1914 ; et sur l'état actuel de la question : *Quatre leçons sur les sécrétions internes*, Baillière, 1920. (*Note du traducteur.*)

affectent les proportions des muscles et des os dans les doigts ainsi que celles de beaucoup d'autres parties du corps.

Il serait prématuré d'affirmer qu'il y a, dans l'espèce, concomitance entre un caractère congénital de la chromatine héréditaire et un caractère purement somatique d'un messager chimique. Ce qui est certain, c'est que les interactions chimiques de la glande pituitaire commandent le développement normal ou anormal, dans leurs proportions, de parties du corps situées à une grande distance les unes des autres.

PRINCIPAUX MODES D'ÉVOLUTION DES CARACTÈRES CHEZ LES MAMMIFÈRES

Ce qui a été acquis au cours du siècle dernier est une connaissance positive des *principaux modes de l'évolution.* Nous connaissons presque complètement l'histoire de la transformation de plusieurs groupes de Mammifères.

Ces *modes*, distincts des *causes* (15) inconnues, s'expriment dans les principes généraux suivants : 1° *principe de continuité, natura non facit saltus* : il y a une prédominance de la continuité dans les changements de forme et de proportions, soit au cours de l'évolution, soit au cours de la croissance ; 2° *principe de rectigradation* : un grand nombre de caractères nouveaux importants sont déterminés dans leur développement et prennent dès l'origine une direction adaptative ; 3° *principe d'accélération et de ralentissement* dans le développement individuel et le développement spécifique, chaque caractère a sa propre vitesse, son taux de développement, afférent à l'époque de son apparition, à sa rapidité d'évolution dans l'espèce et de développement dans l'individu. Ce dernier principe est à la base des changements profonds de proportions dans la tête et dans les différentes parties du corps et des membres, qui sont parmi les caractères dominants de l'évolution des Mammifères. Très peu de caractères nouveaux apparaissent dans le squelette des Mammifères ; la plupart des variations consistent dans la perte de caractères et dans des changements profonds de proportions. C'est ainsi par

(15) Cette distinction des *causes* et des *modes* a un caractère un peu artificiel et métaphysique ; scientifiquement, la notion de cause se ramène à celle de mode. Voir Préface, p. XVII-XVIII. (*Note du traducteur.*)

exemple qu'on peut presque complètement passer du squelette d'une petite Musaraigne arboréale à celui d'une énorme Baleine par l'addition d'un grand nombre de dents, par l'allongement et l'étirement, l'expansion et la contraction des parties du squelette.

Ces principes sont les principes essentiels, ils règlent les quatre cinquièmes de l'évolution des Mammifères dans les parties dures du corps. Autant qu'on a pu l'observer, le dernier cinquième, ou même une proportion plus petite, est attribuable au *principe de saltation ou de discontinuité* : apparition *soudaine* de caractères et de fonctions nouvelles dans la chromatine héréditaire. L'addition soudaine d'une ou plusieurs vertèbres à la colonne dorsale, qui caractérise les diverses formules de vertèbres dans les différents ordres et même dans les différents genres de Mammifères, l'addition soudaine de nouvelles dents sont des exemples de l'évolution par saltation dans les parties dures du corps. Il existe aussi un grand nombre d'exemples d'apparition soudaine de caractères fonctionnels, physiologiques ou physicochimiques nouveaux, tels que l'immunité ou la non-immunité à l'égard de certaines maladies.

RÉACTIONS DES MAMMIFÈRES AUX CHANGEMENTS DU MILIEU

Buffon fut le premier à observer les réactions directes des Mammifères au milieu environnant et considéra comme évident que les changements du milieu, surtout les changements de climat, étaient la *cause directe des variations biologiques*. Pas plus que Lamarck, il ne s'avisa de rechercher si ces variations étaient ou non héréditaires. Nous avons noté que les Poissons accomplissent cependant une évolution remarquable de forme et de couleur dans un milieu physicochimique relativement constant, alors que les Reptiles restent stationnaires dans tous les changements du milieu de l'époque tertiaire.

On admet généralement aujourd'hui que ces réactions ne constituent pour la plupart que des variations des cellules et de la chromatine *somatiques* ; elles provoquent l'apparition de ce qu'on peut appeler des espèces « de l'environnement » (*environmental species*), par opposition aux espèces « de la chromatine » (*chromatin*

species) (16), qui ont leur origine dans la production ou l'altération de caractères héréditaires. Il existe de nombreuses variétés et même sans doute de nombreuses espèces géographiques de la première catégorie. Ces variétés des caractères des cellules somatiques sont tout à fait différentes des variétés que présente la chromatine héréditaire. Les unes et les autres existent dans la nature.

Les changements géologiques séculaires du milieu ont précédé un grand nombre de variations profondes dans l'évolution des Mammifères, qui sont en action et réaction réciproques aussi étroites avec le milieu physique et vivant que les Reptiles, les Amphibiens et les Poissons; mais une très grande part de cette évolution a été et est encore complètement indépendante des changements du milieu. Le milieu constitue ainsi *l'un* des quatre complexes de causes évolutives et non *la* cause *prééminente*, comme l'admettait Buffon dans ses brillantes spéculations.

L'action réciproque des Mammifères et du milieu vivant (Bactéries, Protozoaires, Insectes, beaucoup d'autres Invertébrés, autres Vertébrés, provisions alimentaires du monde végétal en constante évolution), est extrêmement étroite. Par suite, les vicissitudes du milieu physique, qui sont elles-mêmes les causes de nombreuses vicissitudes du milieu vivant, nous présentent, dans leurs relations avec le monde animal, l'exemple le plus complexe d'interactions que nous connaissions. En d'autres termes, les Mammifères sont en action réciproque avec toutes les formes survivantes du monde biologique issues d'une évolution antérieure. Comme l'a suggéré Lyell, sans en fournir la démonstration qui est relativement récente, l'une des causes principales de l'extinction de groupes de Mammifères, les plus parfaitement adaptés, est leur non-immunité à l'égard de maladies infectieuses répandues par les Bactéries et les Protozoaires (17). Ainsi un changement du milieu ou du climat peut ne pas affecter directement un Mammifère, mais avoir sur lui une action profonde indirecte par son action sur le milieu vivant environnant.

Ces interactions étroites des Mammifères avec leur environnement physicochimique et vivant ont été constamment troublées par les

(16) On pourrait dire : espèces *ontogénétiques* et espèces *phylogénétiques*. (*Note du traducteur.*)

(17) Sur l'histoire et la discussion de cette question, voir OSBORN (H.-F.), *The Causes of extinction of Mammalia*, dans *Amer. Naturalist*, vol. XL, nov. et déc. 1906, p. 769-795 et p. 829-859.

migrations dans les douze habitats (ou davantage). Pendant l'époque tertiaire, qui est celle où l'évolution des Mammifères a été la plus considérable, les changements géologiques ont été moins importants que pendant les époques mésozoïques et paléozoïques (18). L'évo-

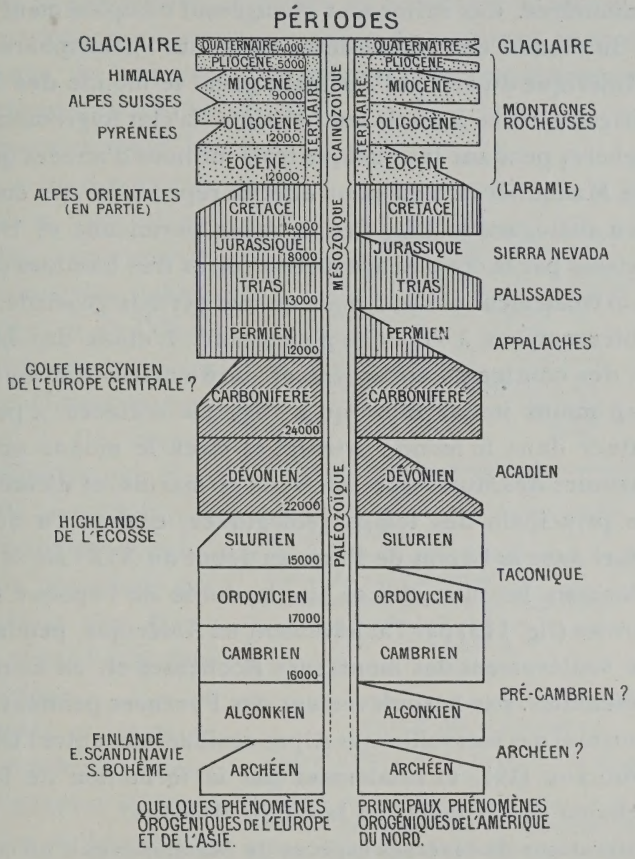


FIG. 113. — Principales subdivisions des époques géologiques.

Ces subdivisions sont figurées à des échelles différentes. Les échancrures, qui sont tracées de chaque côté de l'échelle médiane (simplifiée par rapport à celle de la fig. 36, p. 139), représentent en gros les périodes de soulèvements montagneux dans l'hémisphère boréal de l'ancien monde (à gauche) et du nouveau (à droite).

lution de la croûte terrestre et des climats, au cours des trois derniers millions d'années, s'est orientée vers la stabilisation des continents et vers un abaissement de la température générale dans les deux hémisphères, jusqu'à l'irruption soudaine des époques

(18) Jusques et y compris la formation des Alpes, les changements géologiques du Tertiaire ont été aussi considérables que ceux des périodes précédentes. (*Note du traducteur.*)

glaciaires, avec leurs périodes alternantes d'humidité et de sécheresse, de froid et de chaleur, qui exercèrent une influence profonde sur l'approvisionnement en nourriture, sur l'expansion des Insectes et sur d'autres éléments en relation avec les migrations des Mammifères. Ces influences changèrent complètement l'aspect général du monde des Mammifères dans tout l'hémisphère boréal, dans l'Amérique du sud et l'Australie; seul le monde des Mammifères africains resta hors de leur atteinte. L'état hygrométrique de l'atmosphère, pendant les quelque trois millions d'années qu'a duré l'âge des Mammifères, a eu pour effet de reproduire des conditions du milieu analogues à celles des époques permienne et triasique, caractérisées par la coexistence de territoires très humides et de territoires extrêmement arides, mais qu'une période générale d'humidité a interrompues à l'époque pleistocène. L'étude des invasions marines des continents européens et nord-américains, qui ont été beaucoup moins importantes qu'à l'époque crétacée, a permis de reconstituer dans le monde oriental et dans le monde occidental toute l'histoire des Mollusques littoraux et marins, et d'établir ainsi l'échelle principale des temps géologiques, comme l'a découvert Brongniart dans le bassin de Paris au début du XIX^{e} siècle.

Les données les plus claires sur la durée de l'époque tertiaire sont fournies (fig. 113) par l'achèvement en Amérique, pendant l'Éocène, du soulèvement des montagnes Rocheuses et, en Europe, des Alpes orientales, par le soulèvement des Pyrénées pendant l'Oligocène et surtout des merveilleuses Alpes occidentales entre l'Oligocène et le Miocène (19), et finalement par la formation de la gigantesque chaîne de l'Himalaya à la fin du Miocène.

Les migrations de diverses espèces de Mammifères d'un continent à l'autre permettent de dater avec quelque précision la formation et l'écroulement des grands ponts continentaux et les époques de connexion et de disjonction des deux grandes masses continentales de l'hémisphère septentrional, l'Eurasie et l'Amérique, et des autres continents septentrionaux et méridionaux. Peu de savants défendent sérieusement dans son application à l'époque tertiaire la « théorie équatoriale » de la connexité entre l'hémisphère occidental et l'hémisphère oriental, qui joue un grand rôle dans les spéculations

(19) Le soulèvement des Pyrénées remonte à l'Éocène ; la phase de formation la plus importante des Alpes occidentales est oligocène. (*Note du traducteur.*)

de Suess, Schuchert et d'autres sur les migrations végétales et animales aux époques mésozoïques et paléozoïques. La « théorie bipolaire », moins radicale, dans laquelle ces deux hémisphères étaient censés reliés, soit aux deux pôles, soit par des continents arctiques et antarctiques, a encore de nombreux adhérents, surtout en ce qui concerne l'ancienne jonction du continent australien avec l'Amérique du sud par un continent antarctique actuellement écroulé. La théorie « nord-polaire » de Wallace, qui est encore plus conservatrice, d'une connexion unique de l'Orient et de l'Occident à l'époque tertiaire par un continent septentrional, a été récemment défendue par Matthew (20), pour expliquer les principales données que nous possédons sur la migration des Mammifères et sur l'évolution géographique.

DISTRIBUTION DES PRIMATES

Hachures horizontales : Anthropoïdea modernes (*Singes, Babouins*).
Hachures verticales : Lèmuroïdea modernes (*Lémurs, Loris, Tarsiers*).
E : Lémuroïdes éocènes (et oligocènes.)
O : Anthropoïdes olilgocènes.
M : — miocènes.
P : — pliocènes.

FIG. 114. — La théorie nord-polaire de la distribution des Mammifères.

Vue zénithale de la terre, prise du pôle nord, illustrant (voir les flèches) la théorie nord-polaire des migrations géographiques et de la distribution des Mammifères, spécialement des Primates (Simiens, Lémuriens et Anthropoïdes). D'après W.-B. MATTHEW, *1915.* Sur cette classification et sur le terme *Anthropoïdea*, voir Préface du traducteur, p. XIX. (*Note du traducteur.*)

Les pieds et les dents des Mammifères réussissent à s'adapter si étroitement au milieu et à la nourriture que l'interprétation de leur structure permettra un jour d'écrire une histoire physiographique et climatérique à peu près complète de l'époque tertiaire sur les bases des investigations inaugurées par Gaudry et Kowalevsky. En analysant les adaptations successives des membres et de la plante des pieds et celles des dents (qui sont très délicatement appropriées, les premières

(20) MATTHEW (W.-D.), 1915.

aux contacts avec des sols variés, les secondes aux exigences des formes diverses d'alimentation), on peut suivre et définir les influences, ou plus exactement les réponses adaptatives de l'organisme aux sous-zones d'habitat, telles que les forêts et leurs confins, les prairies et leurs confins, les rivages fluviaux, les terres basses, les terres surélevées, les prairies fertiles, les prairies arides, les plaines, les déserts, etc... L'anatomie des membres et des pieds est un miroir de l'histoire géographique et climatérique et de l'évolution de la vie végétale, et constitue à cet égard l'un des champs les plus attrayants pour les études philosophiques.

FIG. 115. — Paysage du Wyoming occidental vers le milieu de l'Eocène.
Période du Cheval de montagne à quatre doigts, Orohippus (*à droite*), *de l'Uintathère* (*à gauche*) *et du Titanothère* (*à gauche plus bas*). *D'après une peinture murale du Muséum américain d'histoire naturelle par* Charles R. KNIGHT, *sous la direction de l'auteur.*

C'est dans les régions plus humides, à moitié couvertes de forêts, où les caractères géologiques et physiques de l'Éocène primitif se sont conservés (fig. 115), que nous découvrons le plus grand nombre de survivances des formes et des fonctions primitives des Mammifères. Les confins de l'extrême aridité et de l'extrême humidité ont offert les habitats les plus favorables à une évolution rapide de toutes les formes de la vie terrestre. De ces régions, les Mammifères sont entrés dans les déserts semi-arides et arides, où l'évolution a été également assez rapide. Depuis que la géologie du Tertiaire présente une continuité presque parfaite, on peut suivre pendant trois millions d'années, presque sans lacunes, l'évolution de nombreuses familles de Carnivores, de la plupart des Ongulés et des Rongeurs ; et c'est par l'observation très précise des origines et de

l'histoire de nombreux caractères « singuliers » (*Single Characters*) présentés par l'évolution paléontologique, que les trois principaux modes de l'évolution des Mammifères (voir plus haut, p. 230), la direction continue de l'évolution et les différences de vitesse dans le développement des caractères ont été découverts.

SUCCESSION GÉNÉRALE DES MAMMIFÈRES DANS L'AMÉRIQUE DU NORD

Dans le Crétacé supérieur et le Paléocène, l'hémisphère boréal a été le théâtre d'une grande expansion de Mammifères archaïques,

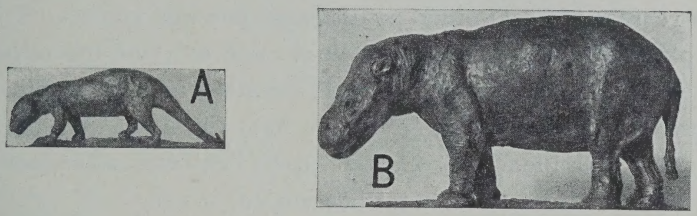


FIG. 116. — Deux étapes de la première évolution des Ongulés.

Pantolambda (*A*), *type archaïque, paléocène, qui se transforme en* Coryphodon (*B*), *type de l'Éocène inférieur, de plus grande taille, de beaucoup plus grande tête, à la queue raccourcie, muni de défenses. Cette transformation a couvert une période évaluée à 500 000 ans, environ un sixième de l'époque tertiaire. Reconstitutions du Muséum américain d'histoire naturelle, par* OSBORN et KNIGHT.

caractérisés par la dimension extrêmement petite du cerveau et par le mécanisme grossier du squelette. A partir de ces types carnivores rayonnent toute une série de familles, qui sont adaptées à une grande variété de régimes alimentaires et d'habitudes locomotrices et qui ressemblent aux familles actuelles de Carnivores. De même les Ongulés (*Condylarthra*, *Amblypoda*) rayonnent en des types aux pieds agiles (coureurs) et aux pieds lourds (à marche pesante), dont les derniers comprennent les Amblypodes (*Coryphodon* et *Dinoceras*). Des survivants de ces Mammifères archaïques à cerveau petit sont issus toutes les classes et tous les ordres modernes, qui, presque sans exception, ont pu être reconnus vers la fin de l'Éocène : les ancêtres des Baleines, des familles modernes de Carnivores, d'Insectivores, de Cheiroptères, de Lémuriens, de Rongeurs et d'Édentés (Tatous et Fourmiliers). Particulièrement remarquable est la découverte dans l'Éocène inférieur des ancêtres des Chevaux, des Tapirs, des Rhinocéros et de divers types d'Artiodactyles modernes.

Un principe très général de l'évolution des Mammifères est le développement de la taille de tous les Herbivores (fig. 116, A, B), qui, presque sans exception, ont d'abord une taille extrêmement petite et évoluent ensuite en formes massives pourvues de crocs ou de cornes pour leur défense. L'exemple le plus frappant d'une évolution très rapide, avant la fin de l'Éocène, est celle de la grande Baleine primitive *Zeuglodon cetoïdes*, qui a été découverte dans l'Éocène supérieur de l'Alabama, mais dont on sait aujourd'hui qu'elle était répandue vers l'est, dans la Méditerranée. Comme nous l'avons indiqué plus haut (p. 222), c'est un exemple d'adaptation régressive, cet animal ayant passé par une phase antérieure d'adaptation terrestre avant d'atteindre une extrême spécialisation de vie marine. Cette évolution est parallèle à celle de plusieurs groupes de Reptiles marins (voir plus haut fig. 71 et 81), de Poissons et d'Amphibiens (fig. 40 et 56) dans l'extrême allongement et les modes anguiformes de la propulsion du corps.

Un trait zoogéographique caractéristique de la vie dans l'Éocène, dont les témoignages deviennent de plus en plus certains et nombreux, est fourni par les migrations qui se sont produites entre l'Amérique du sud et l'Amérique du nord par la jonction continentale qui a existé dans le Crétacé supérieur et l'Éocène inférieur entre les deux hémisphères, qui a été interrompue pendant 1 000 000 ou 1 500 000 années, puis a été rétablie pendant le Pliocène, où les types de l'Amérique du sud apparaissent de nouveau dans l'Amérique du nord. Une autre relation, démontrée par des découvertes récentes, est la ressemblance entre certains Primates (Lémuriens) des montagnes Rocheuses et des Primates modernes de la péninsule malaise.

L'Amérique du nord et l'Europe occidentale ont présenté trois grandes phases similaires dans l'évolution des Mammifères pendant l'époque éocène : 1° la phase archaïque du Paléocène ; 2° une longue phase où les Mammifères archaïques et les Mammifères modernes de l'Éocène inférieur s'entremêlent ; 3° une période très prolongée, qui va de l'Éocène inférieur à l'Éocène supérieur, où les formes européennes et nord-américaines sont tout à fait séparées et où chacun des types ancestraux de Mammifères accomplit une évolution indépendante. Cette période a été suivie, dans l'Oligocène d'une phase où la vie animale de l'Europe occidentale et celle de

l'Amérique du nord sont de nouveau unifiées. Dans le Miocène, une nouvelle vague de Mammifères européens se répand sur l'Amérique du nord, précédée par la vague du grand ordre des Proboscidiens, comprenant les Mastodontes et les Éléphants, qui semblent originaires de l'Afrique et de l'Asie méridionale. Durant tout le Miocène et le Pliocène, l'évolution présente plus ou moins d'unité

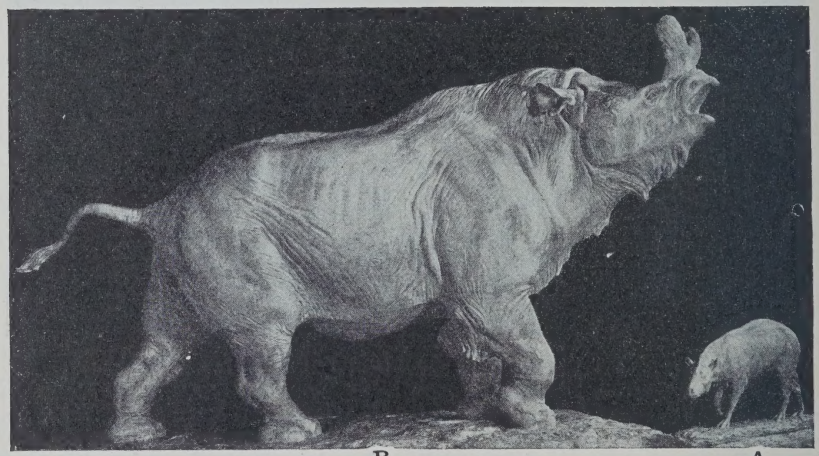
FIG. 117. — L'Amérique du nord pendant l'Oligocène supérieur.
A l'est des montagnes Rocheuses, dont le soulèvement est récent, la région des Grandes Plaines est constituée par de larges plaines de submersion fluviale, par des deltas étendus et des lagunes, qui ont accumulé à l'ouest les détritus des montagnes Rocheuses et les ont charriés à l'est. Ces régions ont été, pendant 1 500 000 années, le théâtre d'une évolution continue de Mammifères des plaines. Portion d'un modèle de globe terrestre du Muséum américain d'histoire naturelle par Chester A. REEDS *et* Georges ROBERTSON, *d'après* SCHUCHERT.

dans l'Amérique du nord, l'Europe et l'Asie ; mais un fait frappant est la pénétration en Europe de certains types très caractéristiques de Mammifères nord-américains, les Chameaux, dans le Pliocène moyen, à une époque où une vague sud-américaine de Mammifères envahit l'Amérique du nord. La fin du Pliocène et le commencement du Pleistocène sont les époques où la vie des Mammifères atteint son apogée. De grands ordres comme celui des Proboscidiens, ou celui des Équidés (Chevaux), doués de pouvoirs d'adaptation et de migration supérieurs, se répandent sur tous les continents, sauf l'Australie.

Cette grande époque de l'expansion des Mammifères est suivie dans les deux hémisphères de phases pleistocènes, à la fin desquelles le monde présente un aspect très appauvri ; l'hémisphère boréal perd toutes les formes de la vie des Mammifères qui évoluent dans l'hémisphère austral et dans les tropiques ; seuls les hauts plateaux de l'Afrique conservent encore la majesté de l'époque pliocène.

ÉVOLUTION DE LA CHROMATINE DANS L'APPARITION DE NOUVEAUX CARACTÈRES PARTIELLEMENT PRÉDÉTERMINÉS PAR L'HÉRÉDITÉ. IMPORTANCE DES CHANGEMENTS DE PROPORTIONS

Quelques-uns des principes les plus généraux des modes d'évolution (voir plus haut, p. 230) se dégagent de l'étude comparative des



B A

FIG. 118. — Deux stades de l'évolution des Titanothères.

Transformation du petit quadrupède ongulé de l'Éocène Eotitanops (*A*) *herbivore, agile, coureur, à membres relativement légers, en le gigantesque* Brontotherium (*B*) *de l'Oligocène inférieur, type pesant, à marche lente et lourde, pourvu de cornes offensives et défensives. Ces Titanothères ont une parenté éloignée avec les Rhinocéros, les Chevaux et les Tapirs actuels ; mais ils se sont éteints soudainement, lorsqu'ils ont atteint ce stade frappant de l'évolution. La transformation couvre une durée évaluée à 1 200 000 années, environ un tiers de la durée du Tertiaire.*

Équidés, des Proboscidiens et des Rhinocéros, qui se sont développés dans des régions, dont la séparation géographique exclut tout croisement et mélange de races. C'est ainsi que, pendant une période évaluée à au moins 500 000 ans et dans des régions aussi éloignées

que la France, la Suisse et l'Amérique du nord, les Équidés (Chevaux) évoluent d'une façon étroitement similaire, produisant des caractères presque identiques en des temps approximativement égaux. Il en est de même des lignées très différentes des Mastodontes, des Éléphants et des Rhinocéros.

Cette loi de l'évolution uniforme et du développement indépendant chez les descendants d'ancêtres communs, possédant des

FIG. 119. — Stades de l'évolution des cornes chez les Titanothères.

Ces spécimens d'armes puissantes montrent que leur évolution est une rectigradation *ou* orthogenèse *et non le résultat de la sélection opérant sur des variations fortuites. Cornes massives : 4.* Brontotherium platyceras *de l'Oligocène inférieur ; cornes petites : 3.* Protitanotherium emarginatum *de l'Éocène supérieur ; cornes rudimentaires : 2.* Manteoceras manteoceras *de l'Éocène moyen ; stade sans cornes : 1.* Eotitanops borealis *de l'Éocène inférieur.*

Spécimens du Muséum américain d'histoire naturelle reconstitués pour l'auteur par Erwin S. CHRISTMAN.

caractères étroitement similaires, a été confirmée par les recherches d'Osborn sur l'évolution des Titanothères (fig. 119). Ces animaux (dont les fossiles, qui couvrent une période s'étendant du commencement de l'Éocène inférieur au commencement de l'Oligocène moyen, ont permis de suivre l'évolution) présentent une série presque continue (21) et ininterrompue de transformations, depuis les

(21) La continuité est rompue par l'extinction d'une branche et la survivance d'une autre. C'est une continuité de *caractères* plutôt qu'une continuité de descendance. Dans certains cas il y a à la fois continuité de caractères et d'espèces.

formes réduites de l'*Eotitanops* de l'Éocène inférieur jusqu'aux formes massives du *Brontotherium* de l'Oligocène inférieur, qui est, dans les connaissances actuelles, le produit le plus important de l'évolution des Mammifères après celle des Proboscidiens.

Chacune des étapes de ces transformations est bien déterminée et bien définie ; toutes les additions de caractères qui ont été observées se produisent selon une loi invariable, elles n'ont pas une origine fortuite. Dans les onze branches principales, qui rayonnent à partir des formes les plus anciennes connues (*Eotitanops gregoryi*) de ce groupe, de nouveaux caractères identiques apparaissent indépendamment à des époques géologiques différentes, que séparent des dizaines de milliers d'années.

Les Titanothères ont des origines et présentent un développement absolument indépendants, quoique bien définis dans chaque branche. Autant qu'on a pu l'observer, chaque caractère nouveau possède une vitesse propre d'évolution et un mode particulier de variation morphologique. Par exemple, dans certaines branches de la famille, les cornes apparaissent au cours de l'histoire évolutive plusieurs milliers d'années après être apparues dans d'autres ; elles manifestent ensuite une singulière inertie ou défaut de « quantité de mouvement » pendant une période prolongée, conformément au principe général (plus haut, p. 136 et note 10), d'après lequel chaque caractère possède sa vitesse propre à la fois dans le développement individuel et dans l'évolution spécifique.

APPARITION DE NOUVELLES PROPORTIONS DANS LES CARACTÈRES NON PRÉDÉTERMINÉS PAR L'HÉRÉDITÉ

Les Titanothères illustrent un autre principe important : l'adaptation rigoureuse des proportions des os et des membres aux poids à supporter et aux vitesses à développer ; en d'autres termes, la vitesse et le poids de tous ces grands Herbivores peuvent être évalués avec précision par les taux ou les indices de dimension relative que présentent les différents segments, moyen et supérieur, des membres inférieurs. Ces dimensions relatives ne sont pas prédéterminées par la chromatine héréditaire ; car la même loi dans la proportion des membres domine chez tous les Mammifères lourds à marche lente, quelle que soit leur ascendance. Cette loi s'applique par exemple à des Reptiles pesants et lents, comme les Sauropodes

(fig. 91, p. 200), aussi bien qu'aux Mammifères de même type.

L'ajustement le plus remarquable des proportions des membres à la course s'observe dans l'évolution des Équidés (fig. 121), dont les segments supérieurs (humérus, fémur) sont raccourcis, alors que les segments inférieurs (os de l'avant-bras, de la jambe, du pied) sont allongés. On rencontre les proportions inverses chez des animaux à déplacement lent comme les Titanothères et les Proboscidiens (fig. 122). Dans les deux cas, la loi d'adaptation, qui commande les proportions des membres, est complètement indépendante de l'ascendance. Dans l'*Hipparion* de l'Amérique, par exemple, qui, parmi les Équidés, présente le stade le plus parfait de l'adaptation à la course, les proportions et les indices des membres sont très analogues à ceux des Antilopes des plaines occidentales américaines (*Antilocapra*). De même époque (Pliocène) que l'*Hipparion*, adapté à la course sur un sol dur et pierreux, est l'*Hypohippus* des forêts, qui vivait sur les rivages fluviaux dans les régions occidentales de l'Amérique du nord (fig. 121) et dont les mouvements étaient relativement lents et les proportions des membres tout à fait différentes. Il y a des raisons de penser que cet animal était protégé, comme l'Okapi actuel, par la couleur de son poil et par ses habitudes de vie palustres.

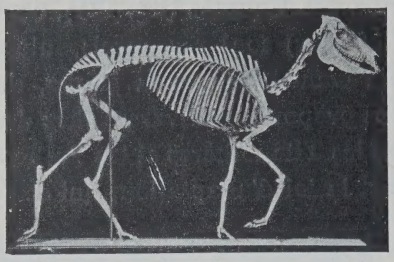
Fig. 120. – Chevaux de l'époque oligocène.

Les Chevaux, qui fréquentaient les plaines semi-arides de l'Oligocène, représentent un stade intermédiaire dans l'évolution du squelette adapté à la course. Mesohippus, *dont le pied étroit était du type tridactyle, les membres allongés et gracieux ; ses dents à couronne commençaient à s'adapter au broiement des herbes siliceuses, dont l'évolution est contemporaine dans les grandes plaines herbeuses qui couvraient une grande partie de la terre. Cette loi de l'évolution concomitante des plaines herbeuses et des Herbivores agiles a été énoncée clairement pour la première fois par* KOWALEVSKY *en 1873.*

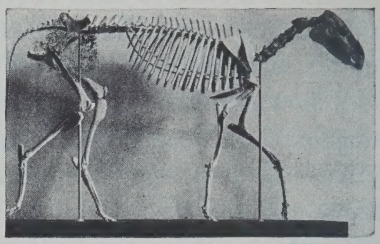
Reconstitution par OSBORN, *peinture de* Charles R. KNIGHT *au Muséum américain d'histoire naturelle.*

Ces exemples illustrent le fait général que les changements dans les proportions constituent la plus grande part de l'évolution et de l'adaptation. Le gain ou la perte d'éléments, leur présence ou leur absence, qui jouent un si grand rôle dans l'hérédité mendélienne, sont des phénomènes relativement rares. Les changements de proportions sont dus à la plus ou moins grande vitesse des caractères singuliers ou des groupes de caractères ; par exemple la transfor-

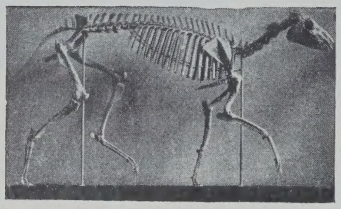
mation de l'Équidé tétradactyle (22) de l'Éocène inférieur en embryon tridactyle de Cheval moderne est l'effet d'une accélération



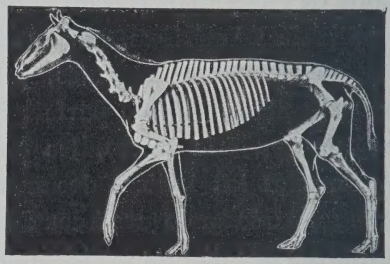
C



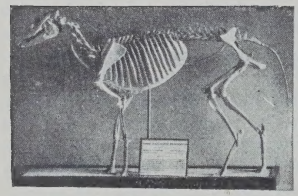
F



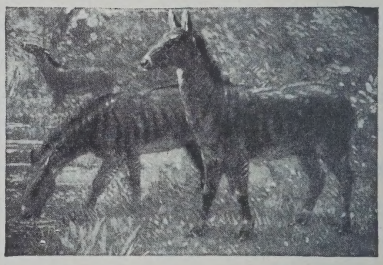
B



E



A



D

FIG. 121. — Stades de l'évolution des Équidés.

A gauche : série ascendante d'Équidés tridactyles de l'Oligocène (A, B, C), montrant l'évolution de la taille, de la forme et de la structure dentaire, qui ont présenté des changements constants dans des milliers de caractères distincts ; cette évolution a duré approximativement de 100 000 à 200 000 années.

A droite : deux types d'Équidés du Miocène supérieur américain : Hipparion *(F) dont les membres ont les proportions de ceux des Cerfs et qui présente l'apogée du type agile des plaines herbeuses ; il s'oppose à l'*Hypohippus *(D, E), type conservateur, forestier et brouteur, qui est un exemple de la survivance d'un ancien type brouteur dans un ancien milieu forestier (D, E), alors que, dans les plaines herbeuses voisines, l'*Hipparion *léger (F) est contemporain.*

Squelettes montés au Muséum américain d'histoire naturelle. Reconstitutions et peinture de Charles KNIGHT, *sous la direction de l'auteur.*

du doigt médian et d'un ralentissement des doigts latéraux. L'évo-

(22) Le plus ancien fossile d'Équidé connu est tétradactyle, il avait déjà perdu le premier doigt (pouce) ; on n'a encore trouvé aucun Équidé fossile à cinq doigts.

lution a été si graduelle que la réduction de cinquième doigt, qui a transformé le plus ancien Équidé tétradactyle connu en Équidé tridactyle (fig. 121), a demandé 1 000 000 d'années ; il en a fallu 2 000 000 pour achever la réduction du second et du quatrième doigt, qui sont encore représentés dans la chromatine et qui persistent pendant plusieurs mois dans les premiers temps de la vie intra-utérine.

Ni la théorie des changements brusques (saltations, mutations de de Vries), sous quelque forme que ce soit, ni celle des changements fortuits (plus haut, p. 7) ne rendent compte de cette gradation précise dans l'ajustement mécanique ; car aux changements graduels de proportions, qui représentent quatre-vingt-quinze pour cent de l'évolution des Mammifères, il faut trouver des causes correspondantes de l'accélération, de l'équilibre (ou persistance) et du ralentissement. Ces causes doivent être cherchées dans la nature des interactions physicochimiques (plus haut, p. 63) réglées par la sélection. La part importante de la sélection dans l'évolution des proportions est démontrée par le fait universel que les proportions des membres chez les Mammifères sont étroitement ajustées aux nécessités de la fuite à chaque stade de l'évolution.

L'AFRIQUE, GRAND THÉATRE D'EXPANSION DES MAMMIFÈRES

Le rôle de l'Afrique dans les premiers stades de l'évolution des Mammifères est une découverte relativement récente. Nous ne savons pas encore d'une façon positive si le grand centre biologique de l'Afrique du nord n'était pas en relation étroite avec celui de l'Asie méridionale dans l'Éocène et au début de l'Oligocène, ainsi que les plus récentes découvertes paraissent l'indiquer. A tous les stades de l'histoire géologique, l'Afrique a été et est restée un grand théâtre de l'évolution de la vie terrestre. Dans l'état actuel de nos connaissances, l'Afrique du nord a développé une faune extrêmement variée, comprenant trois principaux éléments : 1° des types étroitement apparentés aux ancêtres des Singes et des Anthropoïdes supérieurs et par suite à l'Homme ; 2° une série de formes qui ont atteint des dimensions gigantesques, qui n'ont jamais émigré du continent africain et qui s'y sont éteintes ; 3° une série de types tels que les Zeuglodons, ancêtres des Baleines, des Siréniens (Laman-

tins et Dugongs), qui ont quitté leurs foyers africains et se sont largement répandus dans l'hémisphère boréal et dans les régions équatoriales.

Parmi les tribus géantes qui sont issues de ce très ancien continent, les Proboscidiens nous offrent un exemple de la plus extrême divergence qui se soit produite dans l'évolution d'un type terrestre apparenté à celui des Siréniens, dont les Veaux marins et les Lamantins actuels sont des exemples d'évolution aquatique, fluviale et littorale.

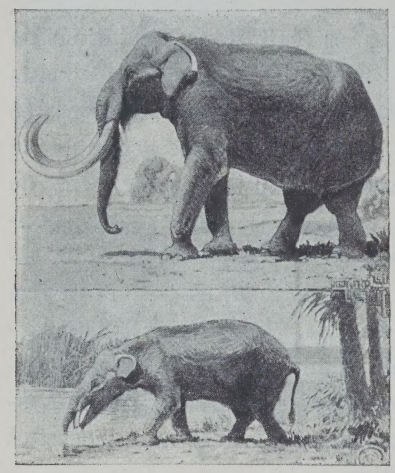


Fig. 122. — Changements dans les proportions chez les Proboscidiens.

Ces animaux proviennent du Palæomastodon *(en bas), qui fréquentait les anciennes rives du Nil à l'époque oligocène et qui a produit, par une évolution de 1 500 000 années, les types actuels d'Éléphants indiens et africains et l'ancien type de l'*Elephas *(en haut). Reconstitutions du Muséum américain d'histoire naturelle, sous la direction de l'auteur, peintures de* Charles R. Knight.

Dans la transformation du type *Palæomastodon* (fig. 122) en type *Elephas*, il y a d'importants changements de proportions, en même temps que perte de plusieurs caractères, tels que la disparition des défenses inférieures, le développement et l'incurvation des défenses supérieures, l'allongement de la trompe, le raccourcissement du crâne, l'allongement des membres, le raccourcissement relatif des vertèbres cervicales et dorsales, la réduction de la queue. Les membres deviennent aptes à supporter des poids lourds. Les membres postérieurs atteignent des proportions qui convergent avec celles du Titanothère *Brontotherium* (fig. 118). La perte finale de caractères, telle qu'elle apparaît dans la réduction extrêmement graduelle des défenses inférieures, est un exemple des méthodes qu'utilise à loisir la nature ; l'évolution a demandé deux millions d'années dans la lignée de l'Éléphant ; chez le Mastodonte, les défenses inférieures existaient encore à l'époque relativement récente de l'extinction, qui s'est produite après la dernière glaciation de l'Amérique du nord. Un autre exemple de perte d'éléments par ralentissement des caractères est la réduction du nombre des paires de

molaires, qui sont passées d'abord de sept à six et qui ont été finalement réduites à une dans l'Éléphant adulte moderne. L'addition de caractères apparaît surtout dans l'évolution de la couronne des molaires et dans le développement du système musculaire de la trompe. Il est très important de noter que ces évolutions, comme celle des Chevaux (plus haut, p. 240-241), suivent indépendamment un cours similaire dans toutes les parties du monde. L'unité d'évolution des Proboscidiens dans les diverses régions de la terre n'a pas été maintenue par des *croisements*, mais par l'unité de l'hérédité ancestrale et par l'identité des actions réciproques entre les animaux et leur milieu. Des descendants très éloignés d'ancêtres semblables peuvent évoluer d'une façon tout à fait similaire, quoique non identique. Les ressemblances sont dues à l'acquisition indépendante de caractères nouveaux similaires et à la perte de caractères anciens. Les différences sont dues surtout à la vitesse inégale des caractères, qui dans certaines lignées apparaissent ou disparaissent plus rapidement que dans d'autres.

FIG. 123. — Les champs de glace de la quatrième glaciation.

Extension méridionale des glaces sur le nord-est des États-Unis pendant la quatrième période glaciaire. Modèle par HOWELL, *d'après les travaux de* CHAMBERLAIN.

Le fait général que les Éléphants, peu prolifiques, aient évolué beaucoup plus rapidement que les Rongeurs prolifiques, tels que les Rats et les Souris (Muridés), est une des nombreuses preuves que l'évolution n'est pas activée par la sélection naturelle et l'élimination. Par exemple, dans le genre *Mus* des Rongeurs, la progéniture annuelle est extrêmement nombreuse et l'accouplement très fréquent, tandis que, chez les Éléphants, il n'y a qu'une seule portée et l'accouplement est relativement rare ; cependant les molaires des Proboscidiens ont évolué beaucoup plus rapidement et présentent des structures beaucoup plus compliquées et plus développées que les molaires du plus fécond des Rongeurs. Il n'en serait pas ainsi si l'évolution était due à l'action de la sélection sur des variations fortuites.

Les Éléphants sont, comme les Chevaux, un exemple de l'admirable perfection mécanique que peut atteindre un organe unique, la dent, dans une forme relativement peu prolifique et en un temps relative-

Fig. 124. — Troupeaux de Rennes (*Rangifer tarandus*) et de Mammouths poilus (*Elephas primigenius*).

Aspect de l'âge du Renne et du Mammouth à l'époque la plus froide de la quatrième glaciation de l'Europe. Peinture murale du Muséum d'histoire naturelle par Charles R. Knight, *sous la direction de l'auteur.*

ment court. L'adaptation des molaires des Proboscidiens au milieu est extrêmement précise ; elle présente toutes les transitions entre les structures partiellement appropriées à brouter l'herbe ou le feuillage et les structures des Mastodontes exclusivement appropriées

Fig. 125. — Environnement pleistocène glaciaire des Rhinocéros poilus.

Rhinoceros tichorhinus, *du nord de l'Europe, contemporain du Mammouth poilu. Reconstitution du Muséum américain d'histoire naturelle, peinture de* Charles R. Knight, *sous la direction de l'auteur.*

à brouter. La plasticité corporelle, la faculté d'adaptation des Proboscidiens aux habitats extrêmes n'ont d'égales que celles de l'Homme dans son adaptation aux climats les plus différents par l'effet de son intelligence. Le Mammouth poilu (fig. 124) représente

un des extrêmes de l'adaptation des Proboscidiens, leur adaptation au climat arctique, qui est comparable à celle de l'Esquimau parmi les races humaines ; les Éléphants africains et indiens sans poils peuvent être rapprochés des races humaines chauves vivant à l'équateur.

Le champ d'observation, qui donne le plus d'espérances pour les recherches et les découvertes paléontologiques, est incontestablement l'Asie. Les chaînons de la série des Mammifères, surtout des Primates (Lémuriens, Simiens, Anthropoïdes), qui conduisent aux ancêtres de l'Homme, seront probablement trouvés dans ce continent encore très imparfaitement exploré ; car, d'après de nombreux témoignages, les régions inexplorées du nord de l'Asie ont été un grand centre de peuplement animal et de rayonnement adaptatif, de la région occidentale vers l'Europe et de la région nord-est vers l'Amérique du nord. Les anciens Vertébrés fossiles de ce vaste territoire sont encore complètement inconnus. C'est là que les premiers ancêtres éocènes ou peut-être oligocènes de l'Homme seront probablement mis à jour, dans les sédiments de la première moitié du Tertiaire ; leurs descendants de la seconde moitié du Tertiaire, de l'Oligocène à la fin du Pliocène, y seront

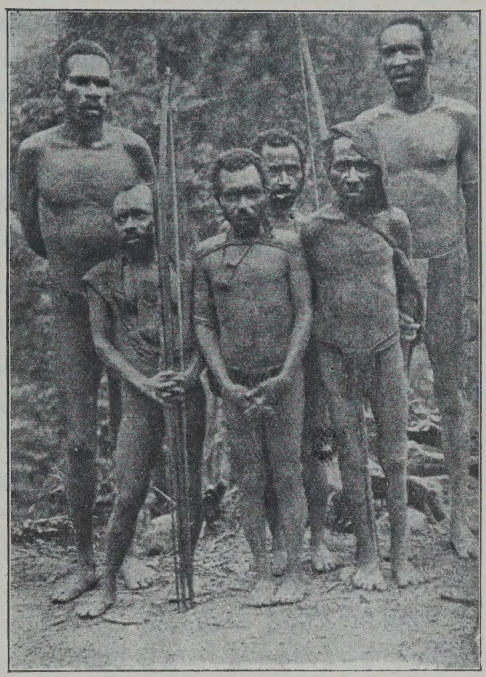


FIG. 126. — Pygmées des montagnes comparés à des hommes de la plaine dans l'ouest central de la Nouvelle-Guinée.

Extrait de l'ouvrage de Rawling, Land of the New Guinea Pigmies, *avec l'autorisation de Seeley, Service et Cie. La question se pose de savoir si le nanisme est dû à la sélection naturelle, à des conditions de milieu défavorables prolongées, ou aux sécrétions internes anormales de certaines glandes, telles que la glande thyroïde. On observera que le nanisme est disproportionné, les têtes étant relativement fortes. A comparer avec les moutons et chiens nains des figures 111 et 112.*

sans doute aussi découverts, probablement au sud de l'Himalaya.

Nous réservons la question des ancêtres préhumains et de leur évolution pour les dernières séries des *Hale Lectures*. Dans les recherches des causes et surtout des facteurs physicochimiques internes de l'évolution, l'Homme est parmi les Mammifères l'un des plus précieux auxiliaires ; car, chimiquement, physiquement et expérimentalement, il est à l'heure actuelle le mieux connu de tous les organismes.

INFÉRENCES TIRÉES DE L'OBSERVATION DES MODES DE L'ÉVOLUTION

Dès qu'on veut passer en revue l'évolution, telle qu'elle s'est déroulée au cours des âges, la question initiale, soulevée dans la Préface et l'Introduction de ce volume, se pose : la conception énergétique nous permet-elle de serrer de plus près les *causes* de l'*origine* et la *transformation* des caractères ? Avant de répondre, voyons ce que notre exposé nous a appris sur le genre de causes à rechercher.

Les comparaisons que nous avons faites, dans notre Deuxième Partie, entre l'évolution mécanique de nombreuses séries animales, appartenant aux cinq grandes classes de Vertébrés et réagissant à l'action d'une douzaine d'habitats différents, fournissent des témoignages répétés de la puissance continue, de l'éternelle plasticité d'adaptation de ces animaux, non seulement à l'égard d'un milieu physique et vivant déterminé, mais à l'égard de tout changement, direct, régressif ou alternant du milieu, qu'un groupe d'animaux peut rencontrer par son initiative propre ou par la force des circonstances.

Chez les grands Vertébrés, nous sommes en état d'observer et même souvent de suivre dans le moindre détail cette adaptation continue d'un caractère et même de centaines et quelquefois de milliers de caractères. A ce point de vue, un Vertébré diffère d'organismes végétaux relativement simples comme le Pois ou le Haricot, sur lesquels les disciples de Mendel et de Johannsen ont fondé des conceptions biologiques encore prépondérantes (23).

Dans l'évolution régulière de ces caractères des grands Vertébrés,

(23) Voir, sur ce point, l'excellent exposé et la critique de DELAGE et GOLDSMITH, *Le mendélisme et le mécanisme cytologique de l'hérédité*, Lhomme, 1919 ainsi que E. RABAUD, *Éléments de biologie générale*, p. 252-269. (*Note du traducteur.*)

nous avons comme l'image d'une vaste armée de soldats ; l'organisme dans son ensemble est semblable à l'armée, les caractères aux soldats considérés individuellement ; l'évolution de chaque caractère est coordonnée à celle de tous les autres, chaque caractère ayant cependant son taux distinctif de progression. Quelquefois, un caractère traîne à l'arrière et, faute de marcher au même pas que l'organisme tout entier, engendre une *dystéléologie*, des « désharmonies, » suivant l'expression de Metchnikoff, qui les a décrites avec tant de soin dans le corps humain (24).

On trouve parfois des séries régulières de caractères, comme des régiments de soldats disciplinés, qui sont tous exactement ou étroitement similaires, par exemple les 1092 dents de la mâchoire supérieure du Dinosaurien Iguanodon *Trachodon*, toutes semblables dans leur apparence et leur évolution, parfaitement coordonnées dans leur forme et leurs fonctions aux 910 dents de la mâchoire inférieure, dont tous les détails mécaniques présentent des dispositions exactement inverses et complémentaires. D'autres séries, telles que les vertèbres d'un grand Dinosaurien, présentent des caractères, qui tous, petits ou grands, ont des formes ou des fonctions différentes et qui concourent mécaniquement à supporter les efforts de traction et de compression, comme les poutres d'un pont. Ce sont là quelques-uns de ces « miracles » de l'adaptation qui ont été mentionnés dans la Préface.

Les témoignages de cette direction continue et plus ou moins adaptative dans l'évolution simultanée de nombreux caractères, qui ne peuvent être révélés que par les séries fossiles d'une même lignée, étaient ignorés par le maître Darwin, lorsqu'il observait, de 1845 à 1878, les variations des animaux domestiques et des plantes et préparait son grand ouvrage *L'origine des espèces*. Ce ne fut qu'en 1869 (25) que la découverte par Waagen d'une série continue d'Ammonites fossiles, où l'on voit apparaître et où l'on peut suivre pas à pas les petites variations, permit d'acquérir la première notion exacte des modes continus et sériés de l'évolution qui prédominent dans la nature. Cette notion a été abondamment corroborée par la paléontologie moderne des Invertébrés et des Vertébrés, qui, dans

(24) E. METCHNIKOFF, *Études sur la nature humaine*, Maloine, 1908 ; *Essais optimistes*, Maloine, 1914. (*Note du traducteur.*)

(25) Gaudry avait observé, avant Waagen, ces enchaînements ; voir plus haut, p. 124, notes 27 et 28. (*Note du traducteur.*)

toutes ses branches, a apporté ainsi la plus considérable des contributions à la biologie et à la philosophie naturelle.

Il est sans doute beaucoup plus difficile de déterminer les causes véritables de cette évolution continue, plus ou moins régulière et adaptative, de caractères indépendants que de comprendre les variations brusques et fortuites, dont les disciples de Darwin croient pouvoir faire le principe de l'évolution ; car nous avons à chercher l'explication de cette continuité dans chacun des caractères singuliers.

Un résultat négatif des recherches paléontologiques est la réfutation, fondée sur des connaissances positives, de tout principe interne de perfectionnement, de toute *entéléchie*, incitant les animaux à évoluer en un sens donné, sans égard aux mouvements directs, régressifs ou alternants que prend l'organisme dans la recherche de son environnement physique ou vivant.

Nous avons trouvé, il est vrai (p. 241), parmi les descendants d'ancêtres similaires quoique très éloignés, dans la constitution héréditaire de leur organisme, quelque chose qui semble être déterminé et défini, qui nous a fait penser à l'énergie potentielle des physiciens et qui prédispose la chromatine héréditaire de certaines races à certaines espèces de caractères plutôt qu'à d'autres. Tout se passe comme si une capacité ou une puissance de production des caractères était latente dans la chromatine et attendait qu'elle soit appelée à se manifester. C'est en vertu de cette disposition et aussi de l'hérédité des formes ancestrales similaires que les Mammifères présentent dans l'anatomie et la zoologie comparées un si grand nombre de ressemblances, malgré les différences extérieures que révèle l'étude des adaptations. En d'autres termes, l'origine définie et déterminée de certains caractères nouveaux paraît être une affaire de prédisposition héréditaire, en vertu de laquelle des animaux d'une même souche font apparaître à des époques différentes des caractères nouveaux semblables, comme, par exemple, les défenses cornues et les structures osseuses et dentaires.

La réfutation décisive de l'*élan vital*, ou tendance interne autonome au perfectionnement, est que les caractères ne surgissent à aucun moment d'une façon autonome. Ils peuvent reposer à l'état latent ou rudimentaire pendant de longues périodes, comme l'énergie latente des physiciens, qui ici encore n'est peut-être qu'une

simple analogie ; mais, pour se manifester, pour devenir si l'on peut dire *actifs*, il faut qu'ils aient reçu une impulsion du milieu ou de l'organisme.

C'est dans cette fonction de réveiller les prédispositions des caractères que les phénomènes d'interaction, provoqués dans l'organisme par ce que nous avons appelé les « messagers » physicochimiques, présentent des analogies avec l'énergie potentielle ou latente, quoique les expériences futures puissent démontrer qu'il n'y a pas là de véritables causes et de vraies analogies.

Si la transformation de l'énergie est accélérée dans certains organes ou parties d'organes par l'arrivée de messagers physicochimiques en interaction et si ces organes ou parties d'organes modifient sous cette action leur forme, leurs proportions, leur taux de croissance, il n'est pas inconcevable que des messagers physicochimiques puissent faire surgir un nouveau caractère dans le germe héréditaire, par exemple la capacité de stimuler la transformation d'énergie en un point déterminé.

La vitesse des caractères présente dans le développement individuel et dans l'évolution spécifique des analogies qu'il importe de considérer. Si, au cours de l'évolution d'une famille animale, un certain caractère progresse très lentement, se traîne, est *ralenti*, comme s'il souffrait partiellement d'inertie, si même, pendant un temps, il s'arrête complètement, ce même caractère peut être plein de vie et doué d'une grande vitesse dans un autre groupe, où il s'accélère comme, dans un régiment, un soldat plus alerte. Nous avons encore là un ordre de faits, où la conception énergétique de l'évolution peut apporter un rayon de lumière. Certains phénomènes d'interaction organique nous fournissent les premières clartés sur les causes possibles de la lenteur ou de la rapidité de l'évolution des caractères et sur l'accélération ou le ralentissement de cette évolution. Ce mouvement individuel des caractères peut commander les proportions de certaines parties aussi bien que de toutes les parties de l'organisme.

Combinés ensemble, ces mouvements et ces vitesses de caractères produisent toutes les différences étonnantes de proportions, qui distinguent les Mammifères entre eux, par exemple le cou extraordinairement long de la Girafe, le cou très court de l'Éléphant, le crâne allongé du Fourmiller, la tête raccourcie de l'Aï arboréal. Chaque

fois que ces changements de proportion ont de l'intérêt dans la lutte pour l'existence, ils peuvent être secondairement accélérés ou ralentis par la sélection naturelle ; mais leur cause première est l'interaction physicochimique.

Nous voyons ainsi que les principes essentiels de l'anatomie comparée, formulés par Aristote, Cuvier, Lamarck, Gœthe, Geoffroy Saint-Hilaire, Dohrn et d'autres anatomistes philosophes (26), peuvent être exprimés de nouveau dans un langage qui représente l'organisme comme un complexe d'énergie et où le phénomène fondamental et central est le *mouvement* au lieu d'être l'état *statique* qui caractérise les conceptions de ces grands savants. Cette conclusion peut être présentée dans la forme du tableau ci-dessous (27) :

ACTIVITÉ INTERNE COORDONNÉE DE L'ORGANISME

ACTIONS ET RÉACTIONS DE CERTAINES PARTIES	*INTERACTIONS* *Agents physicochimiques.*	*ACTIONS ET RÉACTIONS* D'AUTRES PARTIES
Fonctions de capture, d'emmagasinement et de libération d'énergie.	Fonctions de coordination, de coopération d'accélération et de ralentissement des actions et réactions.	Fonctions de capture, d'emmagasinement et de libération d'énergie.

L'éternelle question demeure : ces phénomènes énergétiques, qui commandent la vie, la forme et les fonctions de l'organisme en développement, sont-ils en interaction avec les phénomènes d'énergie latente et potentielle, qui sont censés exister dans les cellules du germe héréditaire ? Ainsi que nous l'avons constaté dans notre Préface et notre Introduction, la question ne peut être résolue que par l'expérience. Nous n'avons encore aucune preuve directe de cette interaction, nous ne possédons que des témoignages indirects, fournis par l'apparition et l'évolution continues, déterminées et adaptatives de certains caractères.

(26) RUSSELL (E.-S.), 1916.

(27) Cette notion d'activité coordonnée est particulièrement bien exprimée dans le livre de MATHEWS, *Physiological Chemistry* (1916), dont l'auteur n'a eu connaissance qu'après avoir composé cet ouvrage (Voir Appendice, notes V et VI).

DIRECTION A DONNER AUX EXPÉRIENCES ET AUX RECHERCHES FUTURES

Nous avons cherché à esquisser dans leurs grandes lignes l'apparition et l'évolution de la vie sur la terre, à la lumière de nos connaissances actuelles, très imparfaites, qui nous offrent peu de certitudes pour nous guider et un nombre considérable de probabilités et de possibilités parmi lesquelles nous devons choisir.

La conception énergétique des origines et de l'évolution de la vie, qui est un excitant nouveau pour les recherches et qui renouvelle nos espoirs de résoudre l'énigme de l'hérédité, est encore dans l'enfance. Mais la vision qu'elle nous apporte sera certainement amplifiée par l'expérience.

La distance qui sépare le monde vivant du monde inanimé paraît un abîme, lorsqu'on songe à l'organisme supérieur qu'est l'Homme, résultat d'une évolution qui se poursuit depuis peut-être un million de siècles. Mais la différence qui sépare la terre, les eaux et l'atmosphère primordiales des organismes les plus simples, tels que l'Amibe, n'est pas un abîme ; nous n'avons aucune raison de désespérer, nous résoudrons un jour l'un au moins des problèmes qu'implique la connaissance de la vie et dont la solution sera le pont qui réunira les deux mondes : celui de savoir si l'énergie physicochimique qui constitue la vie est de même nature que celle du monde inanimé, ou si elle est une forme distincte de l'énergie, ou un élément physicochimique particulier, propre à la vie dès son apparition.

En cherchant les causes de l'adaptation déjà si complexe chez les plus simples des organismes décrits dans les chapitres III et IV, nous nous sommes trouvés bien vite aux confins de l'inconnu, confins que l'imagination humaine ne réussit pas à franchir, car les opérations de la nature ne sont pas celles que l'homme s'attend à rencontrer. La nature est pleine de surprises et de contradictions et les insuccès de philosophes en chambre, tels que Herbert Spencer, nous apprennent que l'imagination humaine est elle-même strictement réduite à des recombinaisons d'idées qui lui ont été fournies par l'expérience.

On peut dire que toutes les expériences qui ont été faites jusqu'ici appartiennent au domaine des échanges d'énergie entre l'organisme et le milieu environnant, actions et réactions qui comprennent tous

les processus de croissance, d'usure et de réparation, d'usage et de désuétude, d'activité circulatoire, musculaire, digestive et nerveuse.

Mais les lamarckiens et les néo-lamarckiens ont cherché en vain jusqu'ici des preuves de la transmission héréditaire par les cellules germinatives des actions et réactions acquises par les tissus somatiques (28).

Dans le champ encore mal connu de l'interaction, les expériences sur la forme, la croissance et la coloration de l'organisme sont relativement nouvelles. Elles commencent seulement à être poussées avec plus de précision par les expérimentateurs. Il existe des analogies encourageantes, indiquées à plusieurs reprises dans ce volume, entre les effets, que les sécrétions internes et les messagers chimiques produisent dans l'organisme, et certaines données sur l'évolution du germe, surtout dans les changements de proportions des différentes parties du corps (voir plus haut, p. 243-244), qui constituent un type d'adaptation d'une grande importance chez tous les animaux. Si ces analogies entre l'interaction et l'évolution du germe héréditaire peuvent être une simple coïncidence, sans signification plus profonde, il est possible aussi qu'elles présagent une réelle analogie dans la causalité.

La conception de l'action, de la réaction et de l'interaction, développée et illustrée dans les chapitres II et III (qui traitent de l'évolution biochimique et de l'évolution des Bactéries et des Algues) ainsi que dans certaines parties des chapitres consacrés à l'évolution des Vertébrés, a pour elle de serrer de plus près la conception physicochimique des opérations premières de la vie. Si elle est encore loin de nous offrir une explication de l'hérédité et des causes de l'adaptation supérieure dans les organismes les plus élevés, elle répond au besoin de donner à l'imagination, aux expériences et aux observations, une direction qui conduira sans doute à des résultats modestes, mais certains, dans un domaine jusqu'ici inconnu.

Ainsi que nous l'avons dit dans la Préface et l'Introduction, les

(28) DELAGE distingue les variations *individuelles faibles*, qui ne conduisent jamais à la formation d'espèces nouvelles ; les variations *individuelles fortes*, qui n'y conduisent que très exceptionnellement ; les variations *générales* de toutes les cellules somatiques sur des groupes entiers pendant une période prolongée, qui se transmettent aux cellules germinatives (*L'hérédité*, 2e édit., p. 843-856). Sur l'état actuel de la question : E. RABAUD, *Éléments de biologie générale*, p. 236-269. (*Note du traducteur.*)

seuls procédés de la nature inanimée et même de la nature vivante, qui puissent nous donner quelque indication sur l'hérédité, sont certains procédés d'interaction.

Certaines cellules des glandes reproductrices (29) ont une influence profonde et directrice sur *toutes* les cellules du corps, y compris les centres cellulaires cérébraux de la pensée et de l'intelligence ; il y a là comme un flux issu de la région du germe héréditaire, une interaction *centrifuge*. Existe-t-il un mouvement inverse, un reflux, une interaction *centripète*, par laquelle des messagers chimiques somatiques agissent spécifiquement sur le germe héréditaire et par suite sur le nouvel organisme en provenance de ce germe ? C'est une des premières questions que les expériences futures devront résoudre.

Nous sommes encore au seuil du problème des causes dans l'évolution du germe héréditaire, problème qui a excité la curiosité et qui s'est dérobé aux recherches dans tout le cours des âges. Il serait donc vain d'essayer d'en former ou d'en présenter aujourd'hui une solution solide ; mais nous ne pouvons pas éviter d'exprimer, comme notre opinion actuelle, que les causes de l'évolution du germe héréditaire sont internes et externes, plutôt qu'exclusivement internes, qu'elles sont centripètes *et* centrifuges et qu'il existe quelque relation spécifique entre les actions, réactions et interactions de l'organisme et du milieu et celles du germe héréditaire. Nous croyons même que cette opinion est susceptible d'être démontrée ou infirmée expérimentalement.

Nous terminons par une pensée de François Bacon (30), le premier philosophe naturaliste qui ait conseillé de s'en rapporter à l'expérience et qui ait montré dans son *Novum Organum* (1620) que les objets vivants sont matière à expérimentation et que l'homme est capable d'y provoquer expérimentalement des variations :

Les déviations ou mutations de la nature diffèrent des cas singuliers en ce qu'elles sont beaucoup plus susceptibles d'expérience et d'expérimentation. Car, s'il est difficile d'engendrer des espèces nouvelles, il l'est moins de faire varier des espèces connues et de produire ainsi de nombreux effets rares et peu communs. Des

(29) Goodole (H.-D.), 1916 ; Lillie (Frank-R.), 1917. Voir l'état de la question dans G. Bohn et A. Drzewina, *La Chimie et la Vie*, Flammarion, 1920, ch. V, *Déterminisme des caractères sexuels*. (*Note du traducteur.*)

(30) Bacon (François), 1620, Livre II, parag. 29,

miracles de la nature aux miracles de l'art, le passage est facile, car lorsqu'on aura saisi une fois la nature dans ses variations et dégagéla cause de ces variations, il sera facile de la conduire par l'art à telle déviation où elle a d'abord été amenée par hasard ; et non seulement de la conduire à cette déviation, mais à d'autres, ses déviations dans un sens conduisant et ouvrant la voie à d'autres variations dans toutes les directions.

APPENDICE

Dans les citations ci-dessous d'ouvrages récents, dont l'auteur n'a eu connaissance (sauf pour l'un d'eux) qu'après l'impression du présent volume, le lecteur trouvera des amplifications par Gies (Note I) et par Loeb (Notes III et IV) de certains passages, ainsi que des vues originales, exprimées antérieurement et indépendamment par Mathews (Notes V et VI), analogues à celles que l'auteur a développées dans ses considérations sur l'interaction.

NOTE I

DIVERS MODES D'EMMAGASINEMENT ET DE TRANSFORMATION DE L'ÉNERGIE DANS LES ORGANISMES VIVANTS (1).

Les éléments chimiques sont utilisés par les plantes sous forme de composés tels que l'eau, l'anhydride carbonique, les nitrates, les phosphates, etc... Lorsque ces composés, en provenance du sol ou de l'atmosphère, sont fixés dans les plantes, ils y sont désagrégés et leurs éléments se combinent en groupements nouveaux, avec accumulation d'énergie ; l'énergie rayonnante du soleil se transforme ainsi en énergie potentielle dans les substances végétales. Ces substances sont assimilées par les animaux herbivores, qui les hydratent et les oxydent ; elles « éclatent », en quelque sorte, pour constituer de nouveaux groupements, avec transformation d'énergie potentielle en énergie cinétique. Les animaux carnivores et omnivores les assimilent soit directement, soit sous forme de substances animales et herbacées et les désagrègent comme le font les animaux herbivores, avec formation d'énergie cinétique.

(1) GIES (W.-J.), Lettre du 16 mai 1917.

NOTE II

LES ALGUES BLEUES-VERTES SONT PROBABLEMENT LES PREMIÈRES COLONIES VIVANTES DE NOTRE PLANÈTE (2).

En 1883, la petite île de Krakatau et les îles voisines ont été submergées par la plus violente éruption volcanique qu'on connaisse. Une visite faite dans ces îles deux mois après l'événement a montré qu'elles étaient couvertes de pierres ponces et de couches de cendres atteignant une épaisseur moyenne de 30 mètres et souvent de 60 mètres (3). Tous les organismes vivants avaient, bien entendu, cessé de vivre. Quand Treub explora l'île de Krakatau, en 1886, il découvrit que les Algues bleues-vertes étaient les premières colonies vivantes parmi les pierres ponces et les blocs de roches, dans les ravins et sur les pentes des montagnes. Les recherches faites au cours des expéditions ultérieures ont montré l'association des Diatomées et des Bactéries avec les Algues. Ces organismes avaient probablement été apportés par le vent. Les Algues appartenaient, d'après Euler, au type *Nostoc*, qui n'a pas besoin de sucre, car elles le produisent par l'action de la chlorophylle sur l'anhydride carbonique de l'air ; elles possèdent également la propriété d'assimiler l'azote libre atmosphérique. Ces observations et le fait que les *Nostocacées* apparaissent généralement en premier dans les sables ont conduit à la conclusion qu'elles sont, avec le groupe des *Schizophycées* auquel elles appartiennent, les premières colonies vivantes de notre planète (4).

NOTE III

UN DES SECRETS DE LA VIE. LA TRANSFORMATION SYNTHÉTIQUE DE LA MATIÈRE INERTE (5).

La différence essentielle qui existe entre la matière vivante et la matière non vivante consiste en ceci : la cellule vivante construit synthétiquement sa propre substance spécifique avec des composés simples, inertes et non spécifiques, en provenance du milieu envi-

(2) Loeb (Jacques), 1916, *The Organism as a Whole*, p. 21.
(3) Ernst (A.), *The new flora of the volcanic island of Krakatau*, Cambridge, 1908.
(4) Euler (H.), *Pflanzenchemie*, 1909, II, III, 140.
(5) Loeb (Jacques), 1906, *The Organism as a Whole*, p. 23.

ronnant, tandis que le cristal ne fait qu'ajouter les molécules tirées de sa solution saturée. Le pouvoir synthétique de transformer de petits éléments constructeurs en des composés complexes, spécifiquement propres à chaque organisme, est le secret de la vie, ou plutôt l'un de ses secrets.

NOTE IV

INTERACTION CATALYTIQUE. ACCÉLÉRATION DE RÉACTIONS CHIMIQUES PAR LA PRÉSENCE D'UNE AUTRE SUBSTANCE QUI NE SE CONSOMME PAS DANS LA RÉACTION (6).

Les découvertes de Lavoisier et de Laplace ne résolvaient pas la question de l'identité ou de la différence entre la dynamique et l'oxydation des réactions chimiques dans la matière vivante et dans la matière inanimée... La solution de la question a été amorcée par Berzélius dans un remarquable article publié en 1836 (7), où il indiquait que, dans les réactions chimiques, il faut ajouter une autre action à l'affinité : l'action catalytique. Il donnait en exemple la découverte faite par Kirchhoff de l'action des acides dilués, qui, dans l'hydratation de l'amidon, le transforment en dextrose. Dans cette réaction, l'acide n'étant pas consommé, Berzélius concluait qu'il n'agissait pas par affinité, mais par sa présence ou son contact... Il était ainsi amené à suggérer que les réactions spécifiques et quelque peu mystérieuses des organismes vivants pouvaient être attribuées à des corps agissant par leur simple présence, par catalyse, sans se trouver eux-mêmes modifiés à la fin de la réaction. Il citait, à titre d'exemple, l'action de la diastase de la pomme de terre. « Il se produit, ajoutait-il, dans les animaux et les plantes, des milliers d'actions catalytiques entre les tissus et les liquides. » L'idée de Berzélius s'est montrée féconde... Nous savons aujourd'hui que les catalyseurs ne restent pas étrangers aux réactions qu'ils déterminent, quoique leur masse se retrouve invariable à la fin de la réaction ; nous verrons, au contraire, qu'ils ne paraissent pouvoir exercer leur action qu'en participant à la réaction par la formation de com-

(6) LOEB (J.), 1906. *The dynamics of living matter*, p. 7-8. Voir Édition française, *La dynamique des phénomènes de la vie*, Alcan, 1908, p. 12-20. (*Note du traducteur.*)

(7) BERZÉLIUS, *Einige Ideen über eine bei der Bildung organischer Verbindungen in der lebenden Natur wirksame aber bisher nicht bemerkte Kraft*, BERZÉLIUS et WOCHLER, *Jahresbericht*, 1836.

posés intermédiaires instables. Ils peuvent ainsi se trouver inaltérés à la fin de la réaction et y avoir néanmoins pris part.

Nous devons, d'autre part, à Wilhelm Ostwald (8) l'idée que les catalyseurs ne déterminent pas en général une réaction qui ne se serait pas produite sans eux, mais qu'ils ont pour effet d'accélérer la réaction, qui se serait néanmoins produite, mais trop lentement pour pouvoir être appréciée dans une courte période de temps (9).

NOTE V

LES CAUSES OU LES AGENTS DE LA VITESSE ET DE LA COORDINATION DES RÉACTIONS DANS LES CORPS VIVANTS. LES ENZYMES, COLLOÏDES, ETC... (10).

Il existe un autre caractère de la chimie cellulaire qui ne peut pas ne pas frapper l'observateur le plus superficiel : la vitesse de la croissance et des réactions chimiques qui se produisent dans la cellule... L'amidon plongé dans l'eau bouillante ne fixe pas facilement l'eau pour se transformer en glucose ; mais, dans certaines circonstances appropriées, cette transformation s'opère très rapidement dans les plantes. Pourquoi les transformations chimiques se produisent-elles si rapidement dans les matières vivantes, alors qu'elles sont si lentes à se produire au dehors? Parce que la matière vivante contient toujours en quantité notable certaines substances composées, appelées enzymes (ἐν, dans; ζύμη, levure), parce qu'elles apparaissent d'une façon frappante dans la levure. Ces enzymes, qui sont probablement des corps organiques, dont la composition exacte est encore inconnue, ont la propriété de catalyser, c'est-à-dire d'accélérer considérablement certaines réactions chimiques. Le mot *catalyseur* (κατά, complètement; λύσις, séparation) signifie littéralement « séparer complètement », ou décomposer ; mais on l'emploie pour désigner toute réaction accélérée par la présence d'une substance, qui, à la fin de la réaction, a à peine changé, ou n'a pas changé du tout de masse. La matière vivante a donc pour caractère propre la rapidité avec laquelle les réactions

(8) Ostwald (W.), *Lehrbuch der allgemeinen Chimie*, vol. II, 2e partie, 1902, p. 248.
(9) Mathews (Albert P.), *Physiological Chemistry*, p. 10-12.
(10) L'emploi de la catalyse a été généralisé par P. Sabatier dans les travaux de synthèse organique de première importance qu'il a poursuivis ; voir son ouvrage : *La catalyse en chimie organique*, Béranger, 2e édit., 1920. (*Note du traducteur.*)

hydratantes, oxydantes, réductrices et condensantes se produisent, et elle doit cette propriété à diverses substances, agents catalytiques ou enzymes, qui s'y trouvent constamment. En l'absence de ces substances, les réactions se produiraient si lentement que les phénomènes de la vie seraient tout différents. Ces catalyseurs, étant eux-mêmes le produit des modifications chimiques qui précèdent la réaction qu'ils influencent, pourraient peut-être être considérés comme la *mémoire* de ces modifications. C'est par cette *mémoire* que les cellules font en quelque sorte leur éducation chimique et sont capables de traiter leurs affaires chimiques avec plus d'efficacité. Toutes nos mémoires ont-elles une base chimique de cette nature ? C'est une question à laquelle il est actuellement impossible de répondre, car nous ne savons encore rien de la physicochimie de la mémoire.

Les réactions vivantes présentent une autre particularité importante : leur *coordination*. La cellule n'est pas un mélange homogène, où les réactions se produisent au hasard, mais un agent chimique bien ordonné, dont les réactions sont spécialisées dans les diverses parties. Que l'on broie une cellule avec son protoplasme, brassant ainsi tous les éléments ensemble, elle cessera aussitôt de vivre, ses diverses structures et substances s'étant mutuellement détruites. La coordination des réactions des cellules est due à leur structure ; pour que le phénomène de la vie se maintienne, il faut que cette structure persiste dans son intégrité. Dans la masse de la cellule broyée, un grand nombre de réactions chimiques sont peut-être les mêmes que dans la cellule inaltérée, mais elles ne sont plus réglées de la même manière ; les unes ont été arrêtées, les autres ont été intensifiées par le mélange. L'ordre des réactions dans le protoplasme vivant est l'effet de la spécialisation de la cellule dans ses diverses parties. C'est ainsi que la membrane nucléaire constitue une région très importante de la cellule et empêche la substance nucléaire de réagir avec le protoplasme. Des modifications profondes et souvent mortelles se produisent parfois dans la cellule par le mélange artificiel d'éléments nucléaires et d'éléments cytoplasmiques, dû à la rupture de cette membrane. D'autres localisations et d'autres structures sont attribuables à la nature colloïdale du protoplasme et peut-être à son caractère lipoïdique. Un colloïde est, étymologiquement, une matière gélatineuse qui ne diffuse pas à travers les

membranes et qui avec l'eau forme une sorte de tissu ou de gelée. C'est aux protéines, aux lipoïdes, aux hydrates de carbone à l'état colloïdal, substrats de la cellule, qu'est due cette localisation des réactions chimiques. Les colloïdes fournissent à la cellule la base de son organisation et de son mécanisme physicochimiques ; en leur absence, il ne pourrait se produire qu'un enchevêtrement amorphe de réactions. Les propriétés des colloïdes sont donc de la plus grande importance dans l'interprétation de la vie cellulaire. C'est pourquoi elles ont été étudiées avec tant d'ardeur depuis une dizaine d'années. Les colloïdes localisent les réactions qui sont la base de la physiologie et constituent le mécanisme physicochimique de la cellule.

NOTE VI

INTERACTIONS DES ORGANES A SÉCRÉTION INTERNE ET DES ORGANES DE L'HÉRÉDITÉ (11).

Le tableau ci-dessous résume les actions de quelques-uns des organes de sécrétion interne :

MÉTABOLISME DES PROTÉINES.

Excitatrices (accélératrices).	*Inhibitrices* (retardatrices).
Glande thyroïde.	Pancréas.
Corps pituitaire.	Glande parathyroïde.
Glandes surrénales et autres tissus à sécrétion d'adrénaline.	
Glandes reproductrices.	

RÉTENTION DU CALCAIRE.

Favorable à	*Inhibitrice.*
Corps pituitaire.	Glandes reproductrices.
Glande thyroïde.	
Glande parathyroïde.	

Les faits qui ont été présentés dans cet ouvrage montrent que l'action du lobe antérieur du corps pituitaire sur les transformations chimiques de l'organisme des Vertébrés ou sur les transformations de toutes ses cellules ressemble à l'action de la glande thyroïde, quoique celle-ci soit plus prononcée. Le corps pituitaire ou

(11) MATHEWS (Albert-P.), *Physiological Chemistry*, p. 649-650 (modifiées).

le corps thyroïde, les glandes reproductrices, les glandes surrénales et le thymus, par leurs relations avec les organes reproducteurs, avec les tissus à sécrétion d'adrénaline des glandes surrénales et avec d'autres tissus, constituent une série d'organes étroitement connexes, qui influencent mutuellement leur croissance.

Quelle que soit l'importance de ces organes, il importe de se rappeler que la coordination de toutes les modifications chimiques de l'organisme (renouvellements, transformations ou désintégrations, tels que : respiration, nutrition, excrétion, etc...) s'étend à tous ces organes. Le corps est un tout organique et les organes dits « à sécrétion interne » ne sont pas les seuls : les os, les muscles, la peau, le cerveau et toutes les parties du corps fournissent les sécrétions internes nécessaires au développement et au fonctionnement normal de tous les autres organes. Un tableau des organes à sécrétion interne, pour être complet, doit comprendre tous les organes ; et, dans cette étude si importante et si nécessaire à la compréhension de la croissance et de l'hérédité, nous n'en sommes encore qu'aux plus maigres commencements. Les problèmes de la croissance et de l'hérédité ne pourront être résolus avant que ces problèmes physiologiques aient reçu eux-mêmes une réponse.

Dans leurs rapports avec l'hérédité, les sécrétions internes semblent militer, aux yeux de Mathews, contre l'existence dans le germe d'unités possédant une structure et correspondant à des caractères définis du *soma*. Les sécrétions internes nous montrent, dit-il, que *chaque caractère somatique implique un nombre considérable de facteurs* (déterminants). La forme et la taille du corps, la grosseur des cheveux, la persistance des dents de lait, les tendances à l'obésité (qui peuvent dépendre du corps pituitaire, de la glande thyroïde, des organes reproducteurs) ne sont que l'expression d'autres influences dues au milieu environnant et à leur propre constitution. Une étude attentive démontre le peu de confiance qu'on peut attacher à une conception aussi simple et aussi naïve que celle de l'unité des caractères.

NOTE VII

PRINCIPAUX GROUPES D'ANIMAUX MENTIONNÉS.

EMBRANCHEMENTS.	CLASSES.		PAGES.
PROTOZOAIRES (les plus simples des animaux).	Rhizopodes (1).	*Lobosa, Amœba,* etc....	82, 101, 102, 104
		Foraminifères (Protozoaires à coquille poreuse)	92, 104
		Radiolaires (Protozoaires à coquille siliceuse)	103, 104
	Mastigophores		101, 104
	Infusoires, Ciliés, etc		101, 104
	Sporozoaires.		
PORIFÈRES. (Spongiaires)	Calcaires (1)....	Éponges calcaires.	
	Non calcaires (1).	— siliceuses.	117
		— fibreuses.	
CŒLENTÉRÉS.	Hydrozoaires (1).	Hydroïdes, Millepores	102
		Siphonophores.	
		Graptolithes.	
	Scyphozoaires (1).	Méduses	108, 116, 117
	Actinozoaires (1)..	Anémones de mer, Coraux, Madrépores, etc	92
	Cténophores.		
PLATHELMINTHES.	Turbellariés.....	Vers plats, couverts de cils.	
	Trématodes.....	Corps foliacés.	
	Cestodes.....	Vers solitaires rubanés.	
NÉMATHELMINTHES.	Némathodes.....	Vers cylindriques.	
	Acanthocéphales.	Vers à tête garnie de crochets.	
	Chétognathes (1).	Vers arqués	108, 116
TROCHELMINTHES.	Rotifères.....	Animalcules munis d'un appareil ciliaire rotatoire.	
MOLLUSCOÏDES.	Polyzoaires (1)..	Bryozoaires (animaux — Mousses).	
	Phoronides.		
	Brachiopodes (1).	Coquilles en forme de lampe..	107, 108, 110, 117, 126, 127, 157
ÉCHINODERMES.	Astéroïdes (1)....	Étoiles de mer, Astéries	123, 157
	Ophiuroïdes (1)..	Ophimes.	
	Échinoïdes (1)...	Oursins	84
	Holothuroïdes (1).	Concombres de mer	113, 114
	Crinoïdes (1).....	Lys de mer	45
	Cystoïdes (2).....	Échinodermes primitifs.	
	Blastoïdes (2)....		

(1) Formes fossiles et actuelles. Toutes les autres classes sont encore inconnues à l'état fossile.

(2) Formes fossiles éteintes.

EMBRANCHEMENTS.	CLASSES.		PAGES.
ANNELÉS (véritables vers).	Chœtopodes (1).	Vers marins et terrestres.....	115, 120
	Géphyriens.....	Sipunculides.	
	Hirudinées.....	Sangsues.	
ARTHROPODES.	*A branchies :*		
	Crustacés (1)....	Crabes, Homards, Crevettes, Barnacles, Ostracodes....	108, 111, 112, 121
	Trilobites (2)....	Trilobites et Euryptérides.	109, 112, 118, 120, 157
	Xiphosures (1)..	Crabes en fer à cheval.....	111, 112, 120
	A trachées :		
	Onychophores ..	Péripates.	
	Myriapodes (1)..	Centipèdes, Millipèdes.	
	Arachnides (1)..	Araignées, Scorpions, Acariens.	
	Insectes (1).....		93, 117, 121, 232
MOLLUSQUES.	Pélécypodes (1)..	Huîtres, Moules.....	117
	Amphineures (1).	Chitons.	
	Gastéropodes (1).	Bernicles, Limaçons, Limaces, Lièvres de mer, etc.....	47, 108
	Scaphopodes (1)..		
	Céphalopodes (1).	Nautiles, Seiches, Ammonites.	117, 125-127

SOUS-EMBRANCHEMENTS.			
CHORDÉS	Adelochordes.....	*Balanoglossus*, etc., Chordés en forme de Vers.	
	Urochordes.....	Ascidiens, Salpes, etc., Chordés sessiles et secondairement vagiles marins.....	150
	Vertébrés. Acraniens	*Amphioxus* (« Lancelets »).....	148, 150
	Cyclostomes...	Lamproies, Gastrobranches.....	154
	Poissons (1). ..	Ostracodermes (Poissons paléozoïques cuirassés).....	148, 151-154, 156
		Arthrodires (Poissons paléozoïques à cou emboîté)	152-154, 156-157
		Élasmobranches, Requins, Raies, Chimeroïdes.....	148, 154, 155, 156, 157
		Dipnoi (Poissons pulmonés).	154, 156, 158
		Téléostomes. Ganoïdes à lobes frangés (*Crossoptérygiens*).....	154, 155, 159
		Véritables Ganoïdes, Esturgeons, Anguilles de mer, *Amia calva*, etc...	154, 156
		Téléostéens (Poissons osseux).	154, 156, 160

(1) Formes fossiles et récentes. Toutes les autres classes sont encore inconnues à l'état fossile.

SOUS-EMBRANCHEMENTS.	CLASSES.		PAGES.
CHORDÉS. Vertébrés.	Amphibiens (1).		Grenouilles, Crapauds, Salamandres, Stégocéphales, etc.	161-168
	Reptiles (1).		Tortues terrestres et aquatiques, *Hatteria*, Lézards, Mosasaures, Serpents, Cocrodiliens	169-206
			Dinosauriens, Théromorphes, Ichthyosaures, Plésiosaures	169-206
			Ptérosauriens (Reptiles volants)	206
	Oiseaux (1).		Encore voisins des Reptiles (Archæopteryx). Modernes	206-210
			Ratites, Autruches, Moas de la Nouvelle-Zélande (*Dinornis*), etc.	208-209
			Carinates, Oiseaux à dents et tous autres Oiseaux	210
	Mammifères (1).		Monotrèmes (ovipares), Ornithorynques, etc.	216, 217
			Marsupiaux (Mammifères à poches), Sarigues, Kangourous, etc.	216-218, 223, 224
		Placentaires.	Insectivores, Carnivores, Primates, Rongeurs, Chéiroptères (Chauves-Souris), Cétacés, Artiodactyles (Bovidés, Cervidés, Porcs, Antilopes, Girafes, Chameaux, Hippopotames, etc.), Ongulés, y compris les Proboscidiens (Mastodontes et Éléphants), Périssodactyles (Chevaux, Tapirs, Rhinocéros, Titanothères, etc.) et de nombreux autres ordres.	237-250

(1) Formes fossiles et actuelles.

BIBLIOGRAPHIE DE L'ÉDITION AMÉRICAINE

Les notes bibliographiques de l'édition américaine que nous publions ci-après sont classées dans l'ordre des chapitres de l'ouvrage. Les auteurs français cités par le traducteur l'ont été, dans les notes, en tête de chaque chapitre et au cours du volume et ne figurent pas dans la présente bibliographie.

INTRODUCTION

Campbell, William Wallace.

1915 (1914) The Evolution of the Stars and the Formation of the Earth. Second series of lectures on the William Ellery Hale foundation, delivered December 7 and 8, 1914. *Pop. Sci. Mon.*, September, 1915, pp 209-23 ; *Scientific Monthly*, October, 1915, pp. 1-17 ; November, 1915, pp. 177-194 ; December, 1915, pp. 238-255.

Chamberlin, Thomas Chrowder.

1916 (1915) The Evolution of the Earth. Third series of lectures on the William Ellery Hale foundation, delivered April 19-21, 1915. *Scientific Monthly*, May, 1916, pp. 417-437 ; June, 1916, pp. 536-556.

Clarke, Frank Wigglesworth.

1873 Evolution and the Spectroscope. *Pop. Sci. Mon.*, January, 1873, pp. 320-326.

Crile, George W.

1916 Man—An Adaptive Mechanism. Macmillan Co., New York, 1916.

Cushing, Harvey.

1912 The Pituitary Body and its Disorders, Clinical States Produced by Disorders of the Hypophysis Cerebri. Harvey Lecture, delivered in 1910, amplified. J. B. Lippincott Co., Philadelphia and London, 1912.

Davies, G. R.

1916 Plato's Philosophy of Education. *School and Society*, April 22, 1916, pp. 582-585.

Eucken, Rudolf.

1912 Main Currents of Modern Thought. Transl. by Meyrick Booth. Charles Scribner's Sons, New York, 1912.

Goodale, H. D.

1916 Gonadectomy in Relation to the Secondary Sexual Characters of Some Domestic Birds. Carnegie Institution of Washington, Publ. no. 243, Washington, 1916.

Henderson, Lawrence J.

1913 The Fitness of the Environment. Macmillan Co., New York, 1913.

James, William.

1902 The Varieties of Religious Experience, a Study in Human Nature. Fourth impression. Longmans, Green & Co., London and Bombay, 1902.

Morgan, Thomas Hunt.

1915 The Constitution of the Hereditary Material. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, May-July, 1915, pp. 143-153.

1916 A Critique of the Theory of Evolution. The Louis Clark Vanuxem foundation lectures for 1915-1916. Princeton University Press, Princeton ; Humphrey Milford, London ; Oxford University Press 1916.

Osborn, Henry Fairfield.

1894 From the Greeks to Darwin. Macmillan Co., New York, 1894.

1912 Tetraplasy, the Law of the Four Inseparable Factors of Evolution. *Jour. Acad. Nat. Sci. Phila.*, Special volume published in commemoration of the One Hundredth Anniversary of the Founding of the Academy, March 21, 1912. Issued September 14, 1912, pp. 275-309.

1917 Application of the Laws of Action, Reaction and Interaction in Life Evolution. *Proc. National Acad. Sci.*, January, 1917, pp. 7-9.

Rutherford, Sir Ernest.

1915 (1914) The Constitution of Matter and the Evolution of the Elements, First series of lectures on the William Ellery Hale foundation, delivered April, 1914. *Pop. Sci. Mon.*, August, 1915, pp. 105-142.

CHAPITRE I

Becker, George F.

1910 The Age of the Earth. *Smithsonian Misc. Colls.*, vol. 56, no. 6, Publ. no. 1936, Washington, 1910.

1915 Isostasy and Radioactivity. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, March, 1915, pp. 171-204.

Chamberlin, Thomas Chrowder.

1916 (1915) The Evolution of the Earth. Third series of lectures on the William Ellery Hale foundation, delivered April 19-21, 1915. *Scientific Monthly*, May, 1916, pp. 417-437 ; June, 1916, pp. 536-556.

Clarke, Frank Wigglesworth.

1916 The Data of Geochemistry. Third edition. *U. S. Geol. Survey*, Bull. 491. Gov't Printing Office, Washington, 1916.

Cuvier.

1825 Discours sur les révolutions de la surface du globe et sur les changements qu'elles ont produits dans le règne animal. Voir Recherches sur les Ossements fossiles. 3e édition, vol. I, G. Dufour et E. d'Ocagne, Paris, 1825, pp. 1-172.

Henderson, Lawrence J.

1913 The Fitness of the Environment. Macmillan Co., New York, 1913.

Hutton, James.

1795 Theory of the Earth with Proofs and Illustrations Edinburgh, 1795.

Jordan, Edwin O.

1908 A Text-Book of General Bacteriology. W. B. Saunders, Philadelphia and London, 1908.

Judd, John W.

1910 The Coming of Evolution. The Story of a Great Revolution in Science. Cambridge Manuals of Science and Literature, Cambridge University Press, Cambridge, 1910.

Loeb, Jacques.

1906 The Dynamics of Living Matter. Columbia University Press, New York, 1906.

Lyell, Charles.

1830 Principles of Geology. Murray, London, 1830.

Moulton, F. R.

1912 Descriptive Astronomy. Amer. School of Correspondence, Chicago, 1912.

Pirsson, Louis V., and Schuchert, Charles.

1915 A Text-Book of Geology. Part I, Physical Geology by Louis V. Pirsson. Part II, Historical Geology, by Charles Schuchert. John Wiley & Sons, New York; Chapman & Hall, London, 1915.

Poulton, Edward B.

1896 A Naturalist's Contribution to the Discussion upon the Age of the Earth. Pres. Addr. Zool. Sec. Brit. Ass., delivered September 17, 1896. *Rept. Brit. Ass.*, Liverpool, 1896, pp. 808-828.

Rutherford, Sir Ernest.

1906 Radioactive Transformations. Charles Scribner's Sons, New York, 1906.

Schuchert, Charles.

1915 A Text-Book of Geology (with Pirsson, Louis V.). Voir Pirsson.

Walcott, Charles D.

1893 Geologic Time, as indicated by the sedimentary rocks of North America. *Jour. Geol.*, October-November, 1893, pp. 639-676.

CHAPITRE II

Abel, John J.

1915 Experimental and Chemical Studies of the Blood with an Appeal for More Extended Chemical Training for the Biological and Medical Investigator. First Mellon Lecture, Soc. Biol. Res., Univ. Pittsburgh. *Science*, August 6, 1915, pp. 165-178.

Bechhold, Heinrich.

1912 Die Kolloïde in Biologie und Medizin. Theodor Steinkopf, Dresden, 1912.

Biedl, Artur.

1913 The Internal Secretory Organs : Their Physiology and Pathology. Transl. by Linda Forster. William Wood & Co., New York, 1913.

Calkins, Gary N.

1916 General Biology of the Protozoan Life Cycle. *Amer. Naturalist*, May, 1916, pp. 257-270.

Cunningham, J. T.

1908 The Heredity of Secondary Sexual Characters in Relation to Hormones, a Theory of the Heredity of Somatogenic Characters. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, November 24, 1908, pp. 372-428.

Cushing, Harvey.

1912 The Pituitary Body and its Disorders, Clinical States Produced by Disorders of the Hypophysis Cerebri. Harvey Lecture, 1910, amplified. J. B. Lippincott Co., Philadelphia and London, 1912.

Cuvier.

1817 Le règne animal distribué d'après son organisation. Tome I, contenant l'introduction, les mammifères et les oiseaux. Deterville, Paris, 1817.

Hedin, Sven G.

1915 (1914) Colloïdal Reactions and Their Relations to Biology. Harvey Lecture, delivered January 24, 1914. Voir The Harvey Lectures, 1913-1914, J. B. Lippincott Co., Philadelphia, 1915, pp. 162-173.

Henderson, Lawrence J.

1913 The Fitness of the Environment. Macmillan Co., New York, 1913.

Jordan, Edwin O.

1908 A Text-Book of General Bacteriology. W. B. Saunders, Philadelphia and London, 1908.

Loeb, Jacques.

1906 The Dynamics of Living Matter. Columbia University Press, New York, 1906.

Loeb, Leo.

1916 The Scientific Investigation of Cancer. *Scientific Monthly*, September, 1916, pp. 209-226.

Moore, F. J.

1915 Outlines of Organic Chemistry. John Wiley & Sons, New York and London, 1915.

Osborn, Henry Fairfield.

1895 The Hereditary Mechanism and the Search for the Unknown factors of Evolution. *Amer. Naturalist*, May, 1895, pp. 418-439.

Pirsson, Louis V., and Schuchert, Charles.

1915 A Text-Book of Geology. Part I, Physical Geology, by Louis V. Pirsson. Part II, Historical Geology, by Charles Schuchert. John Wiley & Sons, New York ; Chapman & Hall, London, 1915.

Poulton, Edward B.

1896 A Naturalist's Contribution to the Discussion upon the Age of the Earth. Pres. Addr. Zool. Sec. Brit. Ass., delivered September 17, 1896. *Rept. Brit. Ass.*, Liverpool, 1896, pp. 808-828.

Richards, Herbert M.

1915 Acidity and Gas Interchange in Cacti. Carnegie Institution of Washington, Publ. no. 209, Washington, 1915.

Russell, H. N.

1916 On the Albedo of the Planets and their Satellites. *Proc. National Acad. Sci.*, February 15, 1916, pp. 74-77.

Rutherford, Sir Ernest.

1915 (1914) The Constitution of Matter and the Evolution of the Elements. First series of lectures on the William Ellery Hale foundation, delivered April, 1914. *Pop. Sci. Mon.*, August, 1915, pp. 105-142.

Sachs, Julius.

1882 A Text-Book of Botany, Morphological and Physiological. Clarendon Press, Oxford, 1882.

de Saussure, N. T.

1804 Recherches chimiques sur la Végétation. Paris, 1804.

Schäfer, Sir Edward A.

1916 The Endocrine Organs, an Introduction to the Study of Internal Secretion. Longmans, Green & Co., London, New York, Bombay, Calcutta, Madras, 1916.

Schuchert, Charles.

1915 A Text-Book of Geology (with Pirsson, Louis V.). Voir Pirsson.

Smith, Alexander.

1914 A Text-Book of Elementary Chemistry. The Century Co., New York, 1914.

Wilson, Edmund B.

1906 The Cell in Development and Inheritance. Second edition. Macmillan Co., New York, 1906.

Zinsser, Hans.

1915 (1914) The More Recent Developments in the Study of Anaphylactic Phenomena. Harvey Lecture, delivered January 30, 1914. *Archives of Internal Medecine*, August, 1915, pp. 223-256.

1916 Infection and Resistance. Macmillan Co., New York, 1916.

CHAPITRE III

Barnes, Charles Reid.

1910 A Text-Book of Botany for Colleges and Universities (with Coulter, John Merle, and Cowles, Henry Chandler). Voir Coulter.

Berry, Edward Wilber.

1914 The Upper Cretaceous and Eocene Floras of South Carolina and Georgia. *U. S. Geol Survey*, Professional Paper no. 84. Gov't Printing Office, Washington, 1914.

Clarke, Frank Wigglesworth.

1916 The Data of Geochemistry. Third edition. *U. S. Geol. Survey*, Bull. 491. Gov't Printing Office, Washington, 1916.

Coulter, John Merle ; Barnes, Charles Reid ; and Cowles, Henry Chandler.

1910 A Text-Brook of Botany for Colleges and Universities. American Book Co., New York, Cincinnati, Chicago, 1910.

Cowles, Henry Chandler.

1910 A Text-Book of Botany for Colleges and Universities (with Coulter John Merle, and Barnes, Charles Reid). Voir Coulter.

Czapek, Friedrich.

1913 Biochemie der Pflanzen. Second edition, revised. Gustav Fischer, Jena, 1913.

Drew, George H.

1914 On the Precipitation of Calcium Carbonate in the Sea by Marine, Bacteria. Papers from the Tortugas Laboratory, Carnegie Institution of Washington, vol. V, 1914, pp. 7-45.

Driesch, Hans.

1908 The Science and Philosophy of the Organism. The Gifford Lectures delivered before the University of Aberdeen in the years 1907 and 1908. Vols. I (1907) and II (1908). Adam and Charles Black, London, 1908.

Fischer, Alfred.

1900 The Structure and Functions of Bacteria. Transl. by A. Coppen-Jones. Clarendon Press, Oxford, 1900.

Harder, E. C.

1915 Iron Bacteria. *Science*, September 3, 1915, pp. 310, 311.

Harvey, E. Newton.

1915 Studies on Light Production by Luminous Bacteria. *Amer. Jour. Physiol.*, May, 1915, pp. 230-239.

Henderson, Lawrence J.

1913 The Fitness of the Environment. Macmillan Co., New York, 1913.

Jepson, Willis Linn.

1911 A Flora of Western Middle California. Second edition, Cunningham, Curtiss & Welch, San Francisco, 1911.

Jordan, Edwin O.

1908 A Text-Book of General Bacteriology. W. B. Saunders, Philadelphia and London, 1908.

Kendall, A. I.

1915 The Bacteria of the Intestinal Tract of Man. *Science*, August 13, 1915, pp. 209-212.

Kohl, F. G.

1903 Ueber die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kernes. Gustav Fischer, Jena. 1903.

Lipman, Charles B.

1912 The Distribution and Activities of Bacteria in Soils of the Arid Region. *Univ. Cal. Publ. Agric. Sciences*, October 15, 1912, pp. 1-20.

Minchin, E. A.

1916 The Evolution of the Cell. *Amer Naturalist*, January, 1916, pp. 5-38; February, 1916, pp. 106-118; May, 1916, pp. 271-283.

Moore, F. J.

1915 Outlines of Organic Chemistry. John Wiley & Sons, New York and London, 1915.

Olive, E. W.

1904 Mitotic Division of the Nuclei of the Cyanophyceæ. *Beih. Bot. Centralbl.*, Bd. XVIII, Abt. I, Heft I, 1904.

Osborn, Henry Fairfield.

1912 The Continuous Origin of Certain Unit Characters as Observed by a Palæontologist. *Harvey Soc. Volume*, November, 1912, pp. 153-204.

Phillips, O. F.

1904 A Comparative Study of the Cytology and Movements of the Cyanophyceæ. *Contrib. Bot. Lab. Univ. Penn.*, vol. II, no. 3, 1904.

Pirsson, Louis V., and Schuchert, Charles.

1915 A Text-Book of Geology. Part I, Physical Geology, by Louis V. Pirsson. Part II, Historical Geology, by Charles Schuchert. John Wiley & Sons, New York; Chapman & Hall, London, 1915.

Richards, A.

1915 Recent Studies on the Biological Effects of Radioactivity. *Science* September 3, 1915, pp. 287-300.

Rutherford, Sir Ernest.

1915 (1914) The Constitution of Matter and the Evolution of the Elements. First series of lectures on the William Ellery Hale foundation, delivered April, 1914. *Pop. Sci. Mon.*, August, 1915, pp. 105-142.

Schuchert, Charles.

1915 A Text-Book of Geology (with Pirsson, Louis V.). Voir Pirsson.

de Vries, Hugo.

1901 Die Mutationstheorie. Vol. I. Veit & Co., Leipsic. 1901.

1903 Die Mutationstheorie. Vol. II. Veit & Co., Leipsic, 1903.

1905 Species and Varieties, Their Origin by Mutation. Open Court Publ. Co., Chicago; Kegan Paul, Trench, Trübner & Co., London, 1905.

Wager, Harold.

1915 Behaviour of Plants in Response to the Light. *Nature*, December 23, 1915, pp. 468-472.

Walcott, Charles D.

1914 Cambrian Geology and Palæontology, vol, III, no. 2, Pre-Cambrian Algal Flora. *Smithsonian Misc. Colls.*, vol. 64, no. 2, pp. 77-156, Washington, 1914.

1915 Discovery of 'Algonkian Bacteria. *Proc. National Acad. Sci.*, April 1915, pp. 256, 257.

Wilson, Edmund B.

1906 The Cell in Development and Inheritance. Second edition. Macmillan Co., New York, 1906.

CHAPITRE IV

Calkins, Gary N.

1916 General Biology of the Protozoan Life Cycle. *Amer Naturalist*, May, 1916, pp. 257-270.

Darwin, Charles.

1859 On the Origin of Species, by Means of Natural Selection; or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life. Murray, London, 1859.

Douglass, Andrew E.

1914 The Climatic Factor as Illustrated in Arid America (with Huntington Schuchert, and Kullmer). Voir Huntington.

Heron-Allen, Edward.

1915 Contributions to the Study of the Bionomics and Reproductive Processes of the Foraminifera. *Phil. Trans.*, vol. CCVI, B 329, June 23, 1915, pp. 227-279.

Huntington, Ellsworth ; Schuchert, Charles ; Douglass, Andrew E., and Kullmer, Charles J.

1914 The Climactic Factor as Illustrated in Arid America. Carnegie Institution of Washington, Publ. no. 192, Washington, 1914.

Hutchinson, Henry Brougham.

1909 The Effect of Partial Sterilization of Soil on the Production of Plant Food (with Russell, Edward John). Introd. and part I. Voir Russell.

1913 *Ibid.*, part II. Voir Russell.

Jennings, H. S.

1906 Behavior of the Lower Organisms. Columbia University Press, New York, 1906.

1916 Heredity, Variation and the Results of Selection in the Uniparental Reproduction of *Difflugia corona*. *Genetics*, September, 1916, pp. 407-534.

Kullmer, Charles J.

1914 The Climatic Factor as Illustrated in Arid America (with Huntington, Schuchert, and Douglass). Voir Huntington.

Loeb, Jacques, and Wasteneys, Hardolph.

1915 On the Identity of Heliotropism in Animals and Plants. *Proc. National Acad. Sci.*, January, 1915, pp. 44-47.

1915 The Identity of Heliotropism in Animals and Plants. Second note. *Science*, February 26, 1915, pp. 328-330.

Minchin, E. A.

1916 The Evolution of the Cell. *Amer. Naturalist*, January, 1916, pp. 5-38 ; February, 1916, pp. 106-118 ; May, 1916, pp. 271-283.

Neumayr, M.

1889 Die Stämme des Thierreiches. Bd. I, Wirbellose Thiere. F. Tempsky, Vienna and Prague, 1889.

Osborn, Henry Fairfield.

1912 The Continuous Origin of Certain Unit Characters as Observed by a Palæontologist. *Harvey Soc. Volume*, November, 1912, pp. 153-204.

Pirsson, Louis V., and Schuchert, Charles.

1915 A Text-Book of Geology. Part I, Physical Geology, by Louis V Pirsson. Part II, Historical Geology, by Charles Schuchert. John Wiley & Sons, New York ; Chapman & Hall, London, 1915.

Russell, Henry John, and Hutchinson, Henry Brougham.

1909 The Effect of Partial Sterilization of Soil on the Production of Plant Food. Introd. and part I. *Jour. Agric. Sci.*, October, 1909, pp. 111-144.

1913 *Ibid.* Part II. *Jour. Agric. Sci.*, March, 1913, pp. 152-221.

Schuchert, Charles.

1914 The Climatic Factor as Illustrated in Arid America (with Huntington, Douglass, and Kullmer). Voir Huntington.

1915 A Text-Book of Geology (with Pirsson, Louis V.). Voir Pirsson.

Waagen, W.

1869 Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*, Versuch einer paläontologischen Monographie. Geognostisch-paläontologische Beiträge

herausgegeben... von Dr. E. W. Benecke, Bd. II, pp. 179-257 (Heft II, S. 78). R. Oldenbourg, Munich, 1869.

Walcott, Charles D.

1899 Pre-Cambrian Fossiliferous Formations. *Bull. Geol. Soc. Amer.* April 6, 1899, pp. 199-244.

1911 Cambrian Geology and Palæontology, vol. II, no 5. Middle Cambrian Annelids. *Smithsonian Misc. Colls.*, vol. 57, no. 5, September 4, 1911, pp. 109-144.

1912 Cambrian Geology and Palæontology, vol. II, no. 6. Middle Cambrian Branchiopoda, Malacostraca, Trilobita and Merostomata. *Smithsonian Misc. Colls.*, vol. 57, no. 6, March 13, 1912, pp. 145-228.

Wasteneys, Hardolph.

1915 On the Identity of Heliotropism in Animals and Plants (with Loeb, Jacques). Voir Loeb.

1915 The Identity of Heliotropism in Animals and Plants (with Loeb, Jacques). Second note. Voir Loeb.

CHAPITRE V

Abel, O.

1912 Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Nägele und Dr. Sproesser, Stuttgart, 1912.

Dollo, Louis.

1895 Sur la Phylogénie des Dipneustes. *Bull. Soc. Belge de Géol., de Paléontologie et d'Hydrologie*, tome IX, 1895, Mémoires, pp. 79-128.

1909 La Paléontologie ethnologique. *Bull Soc. Belge de Géol., de Paléontologie et d'Hydrologie*, tome XXIII, 1909, Mémoires, pp. 377-421.

Huxley, T. H.

1880 On the Application of the Laws of Evolution to the Arrangement of the Vertebrata, and More Particularly of the Mammalia. *Proc. Zool. Soc. of London*, 1880, pp. 649-662.

Morgan, Thomas Hunt.

1916 A Critique of the Theory of Evolution. The Louis Clark Vanuxem foundation lectures for 1915-1916. Princeton University Press, Princeton ; Humphrey Milford, London ; Oxford University Press, 1916.

Newcomb, Simon.

1902 Astronomy for Everybody. McClure, Phillips & Co, New York, 1902.

Patten, Wm.

1912 The Evolution of the Vertebrates and Their Kin. P. Blakiston's Sons & Co., Philadelphia, 1912.

CHAPITRE VI

Case, E. C.

1915 The Permo-Carboniferous Red Beds of North America and Their Vertebrate Fauna. Carnegie Institution of Washington, Publ. no. 207, June 25, 1915.

Dahlgren, Ulric, and Silvester, C. F.

1906 The Electric Organ of the Stargazer, *Astroscopus* (Brevoort). *Anatomischer Anzeiger*, Bd. XXIX, no. 15, 1906, pp. 387-403.

Dahlgren, Ulric.

1910 The Origin of the Electricity Tissues in Fishes. *Amer Naturalist*, April, 1910, pp. 193-202.

1915 Structure and Polarity of the Electric Motor Nerve-Cell in Torpedoes. Carnegie Institution of Washington, Publ. no. 212, 1915, pp. 213-256.

Dean, Bashford.

1895 Fishes, Living and Fossil. Columbia Univ. Biol. Ser. III, Macmillan & Co., New York, 1895.

Dohrn, Felix, Anton.

1875 Der Ursprung der Wirbelthiere und das Prinzip des Funktionswechsels. Leipsic, 1875.

Klaatsch, Hermann.

1896 Die Brustflosse der Crossopterygier. Ein Beitrag zur Anwendung der Archipterygium-Theorie auf die Gliedmaassen der Landwirbelthiere, *Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage von Carl Gegenbaur*, Bd. I, 1896, pp. 259-392.

Moody, Roy Lee.

1916 The Coal Measures Amphibia of North America. Carnegie Institution of Washington, Publ. no. 238, September 28, 1916.

Silvester, C. F.

1906 The Electric Organ of the Stargazer, *Astroscopus* (with Dahlgren, Ulric). Voir Dahlgren.

Willey, Arthur.

1894 *Amphioxus* and the Ancestry of the Vertebrates. Columbia Univ. Biol. Ser. II, Macmillan & Co., New York, 1894.

Williston, Samuel W.

1911 American Permian Vertebrates. University of Chicago Press, Chicago, 1911.

Woodward, A. Smith.

1915 The Use of Fossil Fishes in Stratigraphical Geology. *Proc. Geol. Soc. of London*, vol. LXXI, part I, 1915, pp. lxii-lxxv.

CHAPITRE VII

Beebe, C. William.

1915 A Tetrapteryx Stage in the Ancestry of Birds. *Zoologica*, November, 1915, pp. 39-52.

Dollo, Louis.

1901 Sur l'origine de la Tortue Luth (*Dermochelys coriacea*). Extrait du *Bull.*

Soc. roy. des sciences méd. et nat. de Bruxelles, Février 1901, pp. 1-26.

1903 *Eochelone brabantica*, Tortue marine nouvelle du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique. *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique* (Classe des sciences), no. 8, Août 1903, pp. 792-801.

1903 Sur l'Évolution des Chéloniens marins. (Considérations bionomiques et phylogéniques.) *Ibid.*, pp. 801-850.

1905 Les Dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire. *Bull. Soc. Belge de Géol., de Paléontologie et d'Hydrologie*, tome XIX, 1905, Mémoires, pp. 441-448.

Heilmann, Gerhard.

1913 Vor Nuværende Viden om Fuglenes Afstamming. *Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift*, Janvier, 1915, Aarg. 7, H. I, II, pp 1-71.

Lull, Richard Swann.

1915 Triassic Life of the Connecticut Valley. *State of Connecticut State Geol. and Nat. Hist. Survey*, Bull. 24, 1915.

Williston, Samuel W.

1914 Water Reptiles of the Past and Present. University of Chicago Press, Chicago, 1914.

CHAPITRE VIII

Bacon, Francis, Lord Bacon, Baron Verulam and Viscount St. Albans.

1620 Novum Organum. English version, edited by Joseph Devey, M. A. P. F. Collier & Son, New York, 1911.

Brown, Amos Peaslee.

1909 The Differentiation and Specificity of Corresponding Proteins and Other Vital Substances in Relation to Biological Classification and Organic Evolution : The Crystallography of Hemoglobins (with Reichert, Eward Tyson). Voir Reichert.

Cushing, Harvey.

1912 The Pituitary Body and its Disorders, Clinical States Produced by Disorders of the Hypophysis Cerebri. Harvey Lecture, 1910, amplified. J. B. Lippincott Co., Philadelphia and London, 1912.

Dollo, Louis.

1906 Le pied de l'*Amphiproviverra* et l'origine arboricole des Marsupiaux. *Bull. Soc. Belge de Géol., de Paléontologie et d'Hydrologie*, tome XX, 1906. Procès-verbaux, pp. 166-168.

Gregory, Wm. K.

1910 The Orders of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. XXVII, February, 1910.

Goodale, H. D.

1916 Gonadectomy in Relation to the Secondary Sexual Characters of some Domestic Birds. Carnegie Institution of Washington, Publ. no. 243, Washington, 1916.

Huxley, Thomas H.

1893 Darwiniana (vol. II of Essays). D. Appleton & Co., New York and London, 1893.

Lillie, Frank R.

1917 The Free-Martin; a Study of the Action of Sex Hormones in the Fœtal Life of Cattle. *Jour. Experimental Zoology*, July 5, 1917, pp. 371-452.

Mathews, Albert P.

1916 Physiological Chemistry, A Text-Book and Manual for Students. William Wood & Co., New York, 1916.

Matthew, W. D.

1915 Climate and Evolution. *Ann. N. Y. Acad. Sciences*, vol. XXIV, February 18, 1915, pp. 171-318.

Osborn, Henry Fairfield.

1897 Organic Selection. *Science*, October 15, 1897, pp. 583-587.

1910 The Age of Mammals in Europe, Asia, and North America. Macmillan Co., New York, 1910.

Reichert, Edward Tyson, and Brown, Amos Peaslee.

1909 The Differentiation and Specificity of Corresponding Proteins and Other Vital Substances in Relation to Biological Classification and Organic Evolution : The Crystallography of Hemoglobins. Carnegie Institution of Washington, Publ. no. 116, Washington, 1909.

Russell, E. S.

1916 Form and Function, A Contribution to the History of Animal Morphology. John Murray, London, 1916.

Scott, William B.

1913 A History of Land Mammals in the Western Hemisphere. Macmillan Co., New York, 1913.

APPENDICE

Loeb, Jacques.

1906 The Dynamics of Living Matter. Columbia University Press, New York, 1906.

1916 The Organism as a Whole, from a Physicochemical Viewpoint. G. P. Putnam's Sons, The Knickerbocker Press, New York and London, 1916.

Mathews, Albert P.

1916 Physiological Chemistry, A Text-Book and Manual for Students. William Wood & Co., New York, 1916.

LISTE DES FIGURES

Pages.

Fig. 1. — *Tyrannosaurus Rex*, le roi des Dinosauriens tyrannosaures ..... Frontispice.
— 2. — La surface de la lune 25
— 3. — Bio-éléments dans le soleil 39
— 4. — Vapeurs d'hydrogène dans l'atmosphère solaire 41
— 5. — Petites flammes d'hydrogène entourant un groupe de taches solaires 42
— 6. — Le soleil avec ses taches et des vapeurs de calcium 45
— 7. — Origine des premiers végétaux et animaux 50
— 8. — Formes de mains déterminées par l'hérédité ou par des sécrétions internes anormales 67
— 9. — Bactéries fossiles et Bactéries actuelles 76
— 10. — Protoplasme et chromatine de l'Amibe 82
— 11. — Les deux composés constitutifs du monde vivant 84
— 12. — Algues fossiles et Algues actuelles 91
— 13. — Formes typiques de Protozoaires 101
— 14. — Squelettes de Protozoaires typiques 103
— 15. — Schéma du monde à la fin du Cambrien inférieur 107
— 16. — Trilobite du Cambrien moyen. *Neolenus serratus* 109
— 17. — Brachiopodes d'époque cambrienne et d'époque actuelle .. 110
— 18. — Crabes en fer à cheval et Crevettes des époques cambrienne et actuelle 111
— 19. — Schéma du monde à l'époque du Cambrien moyen 112
— 20. — Concombres de mer cambriens et actuels 114
— 21. — Vers littoraux du Cambrien moyen et des temps actuels .. 115
— 22. — Chétognathes libres cambriens et actuels 116
— 23. — Méduses cambrienne et actuelle 117
— 24. — Les douze principaux habitats de la vie animale 118
— 25. — Habitats des Invertebrés cambriens et actuels 119
— 26. — Amérique du nord à l'époque cambrienne 119
— 27. — Euryptérides ou Scorpions de mer à l'époque silurienne ... 120
— 28. — L'Amérique du nord à l'époque dévonienne moyenne 121
— 29. — Transformations du milieu pendant les derniers cinquante millions d'années (ou davantage) 122
— 30. — Étoiles de mer fossiles 123
— 31. — Mutations continues de caractères dites « mutations de Waagen » 125
— 32. — Mutations successives du *Spirifer mucronatus* 126
— 33. — Caractères de formation similaire chez le Glyptodon 135
— 34. — Caractères dissemblables de même origine 136

Pages.

Fig. 35. — Adaptation relative des doigts chez un Lémurien..... 137
— 36. — Échelle des époques géologiques, dont la durée est évaluée à soixante millions d'années..... 139
— 37. — Adaptation morphologique convergente de trois Vertébrés marins appartenant à des groupes complètement différents..... 141
— 38. — Diagramme chronologique de la succession des Vertébrés. 147
— 39. — Les « Lancelets » actuels (*Amphioxus lanceolatus*)..... 148
— 40. — Les cinq principaux types morphologiques de Poissons.... 149
— 41. — L'Amérique du nord à l'époque du Silurien supérieur.... 150
— 42. — L'Ostracorderme Palœaspis de Claypole..... 151
— 43. — Les Antiarchi..... 151
— 44. — Les Arthrodires..... 152
— 45. — Un Requin primitif du Dévonien..... 153
— 46. — Origine et rayonnement adaptatif des Poissons..... 154
— 47. — Type de Poissons du vieux grès rouge d'Écosse..... 155
— 48. — Schéma du monde à l'époque du Dévonien inférieur..... 156
— 49. — Variations dans l'adaptation des membres des Vertébrés.. 157
— 50. — Adaptations extrêmes de la locomotion et de la luminosité chez les Poissons des mers profondes..... 158
— 51. — Organes photogènes..... 159
— 52. — L'Amérique du nord à l'époque dévonienne supérieure... 160
— 53. — Empreinte de patte du plus ancien quadrupède qui soit connu..... 162
— 54. — Un Amphibien primitif..... 163
— 55. — Phylogenèse des Amphibiens..... 164
— 56. — Principaux types d'Amphibiens de l'époque carbonifère... 165
— 57. — Crâne et colonne vertébrale du *Diplocaulus*..... 165
— 58. — Schéma du monde au début du Permien..... 166
— 59. — Amphibiens du Permo-Carbonifère américain..... 167
— 60. — Squelette de l'*Eryops* permo-carbonifère du Texas..... 167
— 61. — Types de Protoreptiles..... 171
— 62. — Reptiles dont le crâne forme une transition avec le crâne des Amphibiens..... 171
— 63. — Schéma du monde à l'époque du Permien moyen..... 172
— 64. — Reptiles permiens à nageoire dorsale..... 173
— 65. — Reptiles sud-africains ressemblant à des Mammifères..... 174
— 66. — Un Reptile Cynodonte sud-africain..... 176
— 67. — Origine et rayonnement adaptatif des Reptiles..... 177
— 68. — Données géologiques sur l'évolution des Reptiles terrestres et marins..... 179
— 69. — Fin de l'âge des Reptiles. Fragment enseveli dans une ancienne plaine submergée..... 181
— 70. — Reptiles abandonnant un habitat terrestre pour un habitat aquatique. Débuts de l'adaptation aquatique..... 183
— 71. — Adaptation aquatique convergente, sous des formes allongées, fusiformes, dans quatre ordres différents d'Amphibiens et de Reptiles..... 183

Pages.

Fig. 72. — Adaptation régressive indépendante à la vie aquatique dans douze ordres de Reptiles d'origine terrestre, qui ont abordé l'habitat marin 184
— 73. — Chéloniens. Diagramme illustrant les migrations alternées des Sphargides ancestrales, Tortues à carapace en cuir. 185
— 74. — Un Chélonien moderne *Sphargis*, Tortue dite à « dos de cuir » 185
— 75. — Chéloniens terrestres à armure, émigrant en mer et perdant leur armure 186
— 76. — Adaptation des Ichthyosaures à la vie marine pélagique .. 187
— 77. — Reconstitution de deux Ichthyosaures 188
— 78. — Formes convergentes de Reptiles aquatiques ayant des origines différentes 189
— 79. — Un Plésiosaure du jurassique anglais 189
— 80. — Types de Plésiosaures marins pélagiques des mers continentales crétacées américaines 190
— 81. — Un Lézard de mer 191
— 82. — La vie dans la vallée fluviale du Connecticut à l'époque du Trias supérieur (époque de Newark) 193
— 83. — Évolution terrestre des Dinosauriens 193
— 84. — L'Amérique du nord à l'époque du Trias supérieur (époque de Newark) 194
— 85. — Un Dinosaurien carnivore faisant une proie d'un Sauropode 195
— 86. — Types d'adaptations extrêmes : le Dinosaurien « Tyran » et le Dinosaurien « Autruche » 195
— 87. — Quatre reconstitutions du Dinosaurien « Autruche » *Struthiomimus* (*Ornithomimus*) 196
— 88. — Analogies entre le type de Reptile carnivore *Anchisaurus* du Trias et le type ancestral du Sauropode herbivore *Plateosaurus* 198
— 89. — Schéma du monde à l'époque du Crétacé inférieur 198
— 90. — L'Amérique du nord à l'époque du Crétacé inférieur (Comanche) 199
— 91. — Trois principaux types de Sauropodes 200
— 92. — Vie fluvio-terrestre amphibie de l'Apatosaure 201
— 93. — Iguanodon primitif *Camptosaurus* du Jurassique supérieur du Wyoming 202
— 94. — Deux Iguanodons du Crétacé supérieur du Montana 203
— 95. — Rayonnement adaptatif, en trois groupes, des Dinosauriens Iguanodons 204
— 96. — Reconstitution d'un Ptérodactyle 206
— 97. — Arbre généalogique des Oiseaux 207
— 98. — Squelette de l'*Archæopteryx* comparé à celui du Pigeon .. 207
— 99. — Silhouettes de l'*Archæopterix* et du Faisan 208
— 100. — Les stades de l'évolution dans la théorie des quatre ailes. 208
— 101. — Mode théorique du vol en parachute chez les Oiseaux primitifs 209
— 102. — Reconstitution de l'ancien Oiseau jurassique *Archæopteryx* 209

Pages.

Fig. 103. — Évolution aquatique régressive des ailes et des formes corporelles 210
— 104. — Baleine (*Balœnoptera borealis*) 215
— 105. — La Musaraigne arboréale actuelle *Tupaia* 215
— 106. — Types primitifs de Monotrèmes et de Marsupiaux 216
— 107. — Phylogenèse des Mammifères 217
— 108. — Rayonnement adaptatif des Mammifères 219
— 109. — Quatre phases d'adaptation chez les Kangourous (Marsupiaux) selon la loi de Dollo 223
— 110. — Évolution des proportions d'un caractère : longueur du cou 227
— 111. — Effets de l'ablation des glandes thyroïde et parathyroïde. 229
— 112. — Effets de l'ablation de la glande pituitaire (hypophyse)... 229
— 113. — Principales subdivisions des époques géologiques 233
— 114. — La théorie nord-polaire de la distribution des Mammifères 235
— 115. — Paysage du Wyoming occidental vers le milieu de l'Éocène 236
— 116. — Deux étapes de la première évolution des Ongulés 237
— 117. — L'Amérique du nord pendant l'Oligocène supérieur 239
— 118. — Deux stades de l'évolution des Titanothères 240
— 119. — Stades de l'évolution des cornes chez les Titanothères 241
— 120. — Chevaux de l'époque oligocène 243
— 121. — Stades de l'évolution des Équidés 244
— 122. — Changements dans les proportions chez les Proboscidiens. 246
— 123. — Les champs de glace de la quatrième glaciation 247
— 124. — Troupeaux de Rennes (*Rangifer tarandus*) et de Mammouths poilus (*Elephas primigenius*) 248
— 125. — Environnement pleistocène glacaire des Rhinocéros poilus 248
— 126. — Pygmées des montagnes comparés à des hommes de la plaine, dans l'ouest central de la Nouvelle-Guinée 249

INDEX ALPHABÉTIQUE

Les noms d'auteurs sont imprimés en CAPITALES ; les noms latins en *italiques* ; les autres sont en caractères ordinaires.

A

Acadie, 120.
Acadien, 233 (fig.).
Acanthaspis, 152.
Acanthodien, 148, 153.
Acariens, 121, 267.
Accélération, 13, 96, 133, 136, 212, 230, 241, 245, 253. Voir : Caractères, Ralentissement, Vitesse.
Action (et Réaction), **12-18**, 32, 54, 56, 61, 78, 88, 94, 100, 104, 106, 130-133, 137, 224, 225, 254 258. Voir Interaction.
Adaptation, 6, 9, 16, 18, 32, 38, 131, **132-145**, 160, 190, 205, 212, 216, **218-237**, 239, 243, 248, 250, 252, 255, 256 ; alternée, **185**, **187**, 216, 220, **223** ; convergente, 140, 141 (fig.), 160, 183 (fig.), 185, 187, 189 (fig.) ; régressive, 160 165, 182, 185, 186, 187, 188, 216, 220, 221, 238. Voir : Convergence, Divergence, Habitat, Membres, Nourriture, Rayonnement adaptatif.
Adirondacks, 88.
Afrique, 73, 112 (fig.), 168, 173, 174, 178, 179, 180, 200, 205, 216, 222, 239, 240, 245-250 ; du sud, 157, 163, 169, 170, 174, 175, 180, 189 (fig.).
AGASSIS (L.), 133.
Aglaspides, 112.
Aï, 196 (fig.), 253.
Aiguille de mer, voir *Amia calva*.
Ailes, voir Membres.
Aistopodes, 164.
Alabama, 238.
Alberta, 203.
Algomien 50 (fig.), 139 (fig.). Voir Diagrammes.
Algonkien, **XIX**, 50 (fig.), 75, 76 (fig.), 91, 92, 108, 139 (fig.), 233 (fig.). Voir Diagrammes.
Algues, 26, 27, 32, 35, 38, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 53, 71, 80, 81, 88, **90-93** et fig, 106, 124, 260. Voir *Cyanophyceæ*.
Alimentation, voir Nourriture.
Allemagne, 199, 200.
Alligators, 171, 183.
Allosaurus, 195 (fig), 196.
Alpes, 74, 172 (fig.), 233 et fig., 234.
Aluminium, 27, 28, 54.
AMALITZKY (W.), 175.
Amblypodes, 237.
Amérique, 70, 150, 151, 152, 163, 166, 216, 234, 243 ; du nord, 119 (fig.), 121 (fig.), 123, 135 (fig.), 150 (fig.), 160 (fig.), 163, 164, 168, 170, 174, 175, 178, 179, 180, 181, 186 (fig.), 188, 191, 192, 194 fig.), 199 (fig.), 234, 237, 238, 239 et fig., 243, 247 (fig.), 249 ; du sud, 112 (fig.), 135 (fig), 163, 180, 200, 207, 218, 234, 235. Voir Etats-Unis.
Amia calva, 154 (fig.), 156, 267.
Amibes, 82 (fig.), 101 (fig.), 103, 104, 266.
Amines (acides aminés), 42, 77.
Amiskwia sagittiformis, 116 (fig.).
Ammoniaque, 60, 74, 77, 85.
Ammonites, 17, 124-126, 164, 195.
Ammonium, 26, 73, 75.
Amphibamus, 162, 165 (fig.).
Amphibiens, 118 (fig.), 146, 149, 151, 157, 159, 160 (fig.), **161-168**, 170, 174, 180, 182, 183, 192, 194 (fig.), 211, 219, 226, 232, 238, 258.
Amphioxus, 148 (fig.), 154 (fig), 226, 267.
Anaphylaxie, 65.
Anatifes, 102, 121.
Anchisaurus, 193 (fig.), 195, 198 (fig.)
Angiospermes, 96.
Anguilla, 160 ; Anguille, 222.
Animikien, 50 (fig.), 139 (fig.).
Ankylosaurus, 205.
Annelés, 106, 115, 116, 118, 119 (fig.), 207. Voir Vers.
Anomodontes, 175, 177 (fig.), 178.
Anomœpus, 193 (fig.).
Antarctique, 150 (fig.), 152, 166 (fig.), 188, 235.
Anthropoïdea, Anthropoïdes, **XIX**, **235** (fig.), 245, 249. Voir : Aye-Aye, Babouins, Gorilles, Hommes, Lémuriens, Macaques, Primates, Simiens, Singes.
Antilopes, 205, 243, 268.
Antiarchi, 151 (fig.), 152, 153

Anticorps, Antigènes, 35, 64.
Antilocapra, 243.
Antitoxines, 64.
Anoures, 164 (fig.).
Apatosaurus, 195 (fig.).
Aphroditides, 115 (fig.), 116.
Appalaches, 122, 123, 150 (fig.), 164, 172 (fig.), 233 (fig.).
Apus lucasanus, 111 (fig.).
Arabella opalina, 115 (fig.).
Arœocelis, 171 (fig.).
Arachnides, 112, 117, 120, 152, 267.
Araignées, 120, 267.
Arc branchial, 154, 225. Voir Branchies.
Archæoceti, 222.
Archæopterix, 206, 207 (fig.), 208, 209 (fig.), 210, 268.
Archélon, 185 (fig.).
Arctique, 88, 121 (fig.), 235.
Argon, 35.
ARISTOTE, 7, 8, 254.
Armure, 109, 118, 140, 148, 150, 151, 152, 155 (fig.), 156, 160, 166, 185 (fig.), 186, 203, 204, 205, 226.
ARRHÉNIUS (Svante), 3, 33, 51, 55.
Arsenic, 54.
Arthrodires, 121 (fig.), 152 (fig.), 154 (fig.), 156, 157, 160 (fig.), 267.
Arthropodes, 105, 112, 117, 267.
Articulés, 117, 118, 121.
Ascidies, Ascidiens, 150, 154 (fig.), 267.
Asie, 78, 216, 239, 245, 249.
Aspidosaurus, 166.
Atomes, IX, 32, 40, 55, 56, 87, 105 ; masse atomique, 28, 40, 46, 48-49, 55.
Australie, 163, 187, 217, 234, 239.
Autruches, 209, 268.
Aviron, voir Membres.
Aye-aye, 137 (fig.).
Azotobacter, 76, 77.
Azote, 26, 27, 30, 31, 32, 34, 35, 37, **41 42**, 43, 48, 52, 54, 58, 59, 60, 62, 72-79, 81, 88, 90, 93, 260 ; azotates, 31, 38, 42, 60, 73, 74, 77, 81, 93, 259 ; azotites, 31, 60, 73, 74, 77.

B

Babouins, 219 (fig.).
BACON (F.), 10, 257.
Bactéries, 18, 25, 26, 27, 32, 33, 34, 47, 50, 59, **71-81**, 88, 90, 93, 99, 100, 232 ; anaérobies, 25, 33, 65, 80 ; aérobies, 80 ; nitrifiantes, 25, 31, 42, 73-77 ; dénitrifiantes, 77, 81 ; calcaires, 81, 92 ; lumineuses, 81 ; sulfo-, 25, 74, 80 ; du fer, 25, 80 ; prototrophiques, 72 ; symbiotiques, parasitiques, 73, 77, 79 ; dimensions, 72 ; antiquité, 75.
Bacteria calcis, 80-81 ; *B. radicicola*, 77.
Bahama, 80.
BAIN (A.-G.), 173.
BALDWIN (J.-M.), XIV, 224.
Baleines, 130, 184, 188, 200, 214, 215 (fig.), 217 (fig.), 219, 221, 222, 226, 231, 237, 238, 245, 268. Voir *Zeuglodon*.
Balœnoptera borealis, 215 (fig.).
Baptanodon, 188 (fig.).
Barathronus diaphanus, 158 (fig.), 159 (fig.).
Barnacles, 267, voir Anatifes.
BARREL (J.), 43, 123, 194.
BARUS (C.), 22.
Baryum, 27, 28, 30, **46**, 54.
BATESON (W.), 6, 132,
Bathmisme, 131.
Batholithes, 24.
BAYLISS (W.-M.), 65.
Bec de Canard (Dinosaurien), 202, 203 et fig.
BECHHOLD (H.), 60.
BECKER (G.-F.), 21, 29, 30, 33.
BECQUEREL (A.-H.), XXI, 9.
BEEBE (C.-W.), 208.
Belgique, 203.
BELOT (E.), 3, 19.
Beltina danai, 108.
BENOIT-BAZILLE (H.), XIX.
Benthon, 81.
BERGER (A.), 19, 23.
BERNARD (Claude), X, XXI, 65.
BERNARD (F.), 128, 146.
BERNARD (N.), 71.
BERGSON (H.), 8, voir Élan vital.
Bernissart, 203.
BERT (Paul), XXI, 102.
BERTHELOT (Daniel), XV.
BERTHOLD, 68.
BERZÉLIUS, 57, 261.
BEYJERINCK, 74.
BEZANÇON (F.), 71.
Bicarbonates, 35, 59.
BICHAT, XI.
Bighorn (Monts), 148.
Birkenia, 151.
Bisons, 205.
Bivalves, 121 (fig.), 123 (fig.).
Black Hills, 148, 200.
BLARINGHEM (L.), 71.
BODIN (E.), 71.
BOHN (G.), V, VIII, XII, XVI, 1, 68, 102, 132, 142, 257.
BOLL (M.), XIX, 40.
Bore, 30, 54.
BOREL (E.), 6.
Bathriolepis, 151 (fig.), 152, 153, 155 (fig.).
BOULE (M.), XIX, 71, 99, 146, 218.
BOVERI (Th.), 83, 84.
Bovidés, 205, 268.
Brachiopodes, 44, 48, 108, 109, 110 (fig.), 117, 119 (fig.), 121 (fig.), 127, 155 (fig.), 157. Voir Lampe, Coquilles.

Brachiosaurus, 200 et fig.
Brachycéphalie, 229.
Brachydactylie, 67 et fig., 229.
Branchies, Branchial, 154, 162, 225.
BRANNER (J.-C.), 74.
Brésil, 189 (fig.).
Britanniques (Iles), 157, 200.
Brome, 27, 31, 45, 54.
BRONGNIART (A.), XXI, 234.
Brontosaure, 201 et fig.
Brontotheriinæ, *Brontotherium*, 136, 240 (fig.), 241 (fig.), 242, 246; Platyceras, 241 (fig.). Voir Titanothère.
BROOM (R.), 173.
BROWN (A.-P.), 70, 227.
BROWN (B.), 203.
Brownien (Mouvement), 58.
BROWN-SÉQUARD, X, 65, 68.
BRUMPT (G.), 71.
BRUNHES (B.), 1, 19.
BUFFON, XXI, 2, 20, 231.
Bunodes, 141.
Burgess, 110.
Burgessia bella, 111 et fig.
BURNETT (E.), 36, 71.
BUTSCHLI (O.), 59.

C

Cacops, 167 (fig.).
Cactus, 53.
Calamoichthys, 160.
Calcium, 27, 29, 31, 39 (fig.), 40, 43, **44**, 45 (fig.), 48, 52, 73, 74, 75, 80, 226.
Californie, 84 (fig.), 86.
CALKINS (G.-N.), 100.
Calmar, 126.
Camarasaurus, 200 (fig.).
Cambrien, XIX, 22, 23, 32, 50 (fig.), 91, 106-121, 107 (fig.), 109, 110, 111, 112 (fig.), 113, 114, 115, 116, 117, 119 (fig.), 138, 139 (fig.), 147 (fig.), 154 (fig.), 164 (fig.), 177 (fig.), 226, 233 (fig.); pré-, **XIX**, 23, 32, 50 (fig.), 76 (fig.), 80, 92, 106, 108, 111, 117, 118, 121, 138, 139 (fig.), 226.
Caméléon, 219 (fig.).
CAMPBELL (W.-W.), 3, 4.
Camptosaurus, 202 et fig.
Canada, 151 (fig.), 203.
Canadia, 115 (fig.), 116.
Canon City (Colorado), 148.
Capybara, 219 (fig.).
Caractères, 61, 87, 95, 96, 97, 105, 127, 130, **132-138**, 150, 182, 190, 213, 218-224, 225, 230-231, 232, 237, 240-245, 246, 247, 250-254, 265; vitesse des caractères, 95, 96, 136, 137, 212, 213, 220, 231, 237, 242, 243-245, 253. Voir Accélération.
Carbone, 7, 26, 27, 34, 35, 38, 39 et fig., **42-43**, 48, 50 (fig.), 52, 53, 54, 56, 59, 62, 73, 74, 76, 77, 79, 88, 89, 90; anhydride carbonique, **33-34**, 35, 44, 52, 60, 62 63, 64, 73, 76, 88, 259, 260; acide carbonique, 35, 59; hydrates de carbone, 52, 58, 63, 77, 78, 79, 89, 228, 264; carbonates, 27, 44, 54, 80, 92, 108, 140; bicarbonates, 35, 59.
Carbonifère, 113, 122, 124, 139 (fig.), 147 (fig.), 154 (fig.), 155, 162, 163, 164 (fig.), 177 (fig.), 178, 193 (fig.), 207 (fig.), 217 (fig.), 233 (fig.).
Carnivores, 173, 175, 178, 193, 194, 195 (fig.), 196, 197, 198 (fig.), 218, 236, 237, 268. Voir Nourriture.
CARNOT, XXI, 11, 53.
CARREL (A), 87.
Cartes, monde : Cambrien inférieur, 107, moyen, 112; Dévonien inférieur, 156; Permien inférieur, 166, moyen, 172; Crétacé inférieur, 198. Amérique : Cambrien, 119; Dévonien moyen, 121, Silurien, 150; Dévonien supérieur, 160; Trias, 194; Crétacé, 199; Oligocène, 239. Quatrième glaciation, 247. Primates, 235. Voir Diagrammes, Tableaux.
CASE (E.-C.), 163, 170.
Casoars, 204 (fig.), 209.
Castors, 219 (fig.).
Catalyse, Catalyseurs, 36, 55, **57-58**, 61, **64**, 65, 73, 94, 104, 136, 225, **261-262**. Voir Enzymes, Ferments.
Catskill (Delta), 121 (fig.).
Causes (et Modes), XVII-XVIII, 9, 134, 140, 223, 225, 228, 230-232, 250, 256, 257, Voir Évolution.
CAYEUX (L.), XIX, 108.
Cellules, 60, 64, 69, 72, 73, 76 77, 82-87, 91, 100, 103, 104, 107, 130, 231, 260, 263, 264; somatiques, 84, 87, 94, 129-133, 137, 224, 231, 232, 256, 257; germinatives, sexuelles, XXXI, 68, 69, 84, 85, 87, 94, 132, 256, voir Germe; différenciation, 78, 83; division, 41, 104; noyau, 43, 64, 77, 84, 86, 90, 103, 104; enveloppe, 77, 104, 263.
Cellulose, 53, 90.
Cephalaspis, 160.
Céphalopodes, 117, 164, 195, 267. Voir Mollusques.
Ceratonus, 158.
Cerveau, Cérébral, 43, 176, 197, 211, 212, 229, 237, 257, 265. Voir Nerfs.
CÉSARI (E.), 36.
Cétacés, 184, 217 (fig.).
Chalones, 65, 68, 69, 94, 136, 226.
CHAMBERLIN (Th. Cr.), 3, 20, 21, 28.
Chameaux, 239, 268.
Champignons, 46.
Champsosaurus, 183 (fig.).
Chauves-souris, 217 (fig.), 219 (fig.), 268.
Cheiracanthus, 155 (fig.).
Cheirolepis, 155 (fig.).
Chiromys, 137 (fig.).

Cheiroptères, 237, 268
Chéloniens, 177 (fig.), 185-186, 210.
Chétognathes, 108, 116 et fig., 119 (fig.).
Cheval, 138, 144, 236 (fig.), 237, 239, 241, **243-245** et fig., 257, 268.
Chien, 222, 227, 229 (fig.).
Chilonyx, 172.
Chitine, Chitineux, 109, 118, 120, 140, 151 (fig.), 226; bouclier, 112.
Chlamydomonas, 102.
Chlamydoselache, 155.
Chlore, 27, 30, 31, 40, **46**, 48, 54, 73. Voir Sel, Sodium.
Chlorophyceæ, 47, 92.
Chlorophylle, 34, 35, 44, 47, 48, 51, **52-53**, 62, 72, **88-90**, 106, 260.
Chordés, 50 (fig.), 140, 226, 268; proto-, 148 (fig.), 149, 226.
Chromatine, XXXI, 43, 69, 76 (fig.), 81-88, 100, 103, 128-135, 137, 138, 140, 144, 211, 212-213, 225, 231, 240-242, 245; somatique, 21, 58, 211, 231; héréditaire, XXXI, 17, 68, 87, 88, 94-96, 100, 103, 104, 105, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 137, 182, 212-213, 221-225, 230, 231, 242, 254.
Cicatrisation, 13, 87.
Ciliés, 101 (fig.), 104, 107.
Cirripèdes, 121.
Cladoselache, 153 et fig.
Clarke (F.-W.), 3, 26, 30, 34, 44, 60, 74, 92.
Clausius, 11, 53.
Clepsydrops, 172.
Clidastes, 192.
Clostridium, 77.
Coast Ranges, 122 (fig.), 123, 199 (fig.).
Cobalt, 49, 54.
Coccosteus, 155 (fig.).
Cœlentérés, 102, 106, 117, 119 (fig.), 266.
Cohn (F.), 51.
Colloïdes, 32, 54, **58-59**, 60, 75, 263-264.
Colorado, 198 (fig.), 201 (fig.).
Compensation (Loi de), 144, 197. Voir Régulation.
Concombres de mer, **113-114**, 266. Voir Holothuries.
Congo, 227 (fig.).
Conifères, 96, 121 (fig.), 166 (fig.), 194 (fig.), 195.
Connecticut (Vallée du), 193 (fig.), 194, 195, 197.
Continuité, 19-20, 230, 241, 251, 252.
Convergence, 140-143, 149 (fig.), 151, 158 fig.), 189 (fig.). Voir Adaptation.
Coopération, Coordination, voir Corrélation, Régulation.
Cope (E.-D.), 130, 131, 162, 170, 173, 180, 197, 212, 216, 222.
Coqs, 68.
Coquilles en forme de lampe, 109, 111, 266. Voir Brachiopodes.
Coraux, 92, 124, 195, 266.
Corps, voir Soma.
Corrélation (fonctionnelle), Coopération, Coordination, 12, 36, 57, 61, **65**, 94, 95, 131, 133, 151, 220, 226, 254, 263. Voir Compensation, Régulation.
Coryphodon, 237 (fig.).
Corythosaurus, 203, 204 (fig.).
Cosmozoaires, 51.
Cotylosaures, 170, 172, 174, 175, 177 (fig.).
Cou, voir Membres.
Coulter (M.), 96.
Course, voir Habitat, Membres.
Crabes, 267; en fer à cheval, 111 (fig.), 112, 120.
Crâne, 163 (fig.), 166, 170-172, 174, 175, 246, 253.
Crapaud, 164 (fig.), 268.
Credner (H.), 162.
Crétacé, 50 (fig.), 177 (fig.), 178, 179 (fig.), 180, 181, 183 (fig.), 188 (fig.), 190 (fig.), 191, 192, 193 (fig.), 198 (fig.), 199 et fig., 200 (fig.), 201, 202, 203 et fig., 205, 207 (fig.), 210, 217 (fig.), 233 (fig.), 234, 238.
Crevettes, 111 (fig.), 267; d'eau douce, 111.
Cricotus, 164 (fig.), 165, 167 (fig.), 184 (fig.), 192.
Crinoïdes, 45, 266.
Critosaures, 203, 204.
Crocodiles, Crocodiliens, 175, 177 (fig.), 178, 180, 183 (fig.), 184, 185, 192, 207 (fig.), 211, 268.
Crossoptérygiens, 154 (fig.), 157 (fig.), 159, 170. Voir Ganoïdes à nageoires frangées.
Crustacés, 108, 109, 111 et fig., 112, 117, 119 (fig.), 121, 123, 267.
Cryptocleidus oxoniensis, 189 (fig.).
Crypton, 35.
Cryptozoon, 91 (fig.).
Cuénot (L.), 1, 99, 107, 128, 132, 143, 145, 146.
Cunningham (J.-T.), 68, 69, 131.
Cuir (Dos de), 185 et fig., 186-187. Voir Sphargides.
Cuivre, 30, **46**, 49, 54.
Curie (P.), XXI, 9.
Cuvier, XXI, 20 52, 85, 180, 216, 220.
Cyonophyceæ, 83, 90, 91. Voir Algues.
Cycadées, 96, 166 fig.), 194 (fig.), 195.
Cyclostomes, 154 (fig.), 267.
Cymbospondylus, 183 (fig.), 188 (fig.), 192, 195.
Cynodontes, 175, 176 (fig.), 217 (fig.).
Cynognathus, 174 (fig.).

D

Dactylometra, 117 (fig.).
Dadoxylon, 121.
Daims, 205.
Dakota, 148, 200, 203 (fig.).

Daphnia, 102.
Darwin (Ch.), 2, 6, 7, 16, 17, 19, 22, 107, 124, 125, 127, 132, 139, 143, 215, 220, 228, 251.
Darwin (G.), 3, 22.
Dastre (A.), XII, 1, 15, 132.
Dauphin, 141 (fig.), 184, 187, 188, 210 (fig.).
Défense, 1[illegible], 108, 118 (fig.), 138, 147, 151, 161, 172, 186, 204-205, 221, 238, 240 (fig.); défenses, 200, 205, 237 (fig.), 246.
Delage (Y.), V, VIII, XII, XIV, XXIV, 1, 13, 15, 85, 99, 128, 132, 134, 146, 222, 250, 256.
Delille (Ar.), 128.
Démocrite, 6, 7.
Dendrolagus, 187, 223 et fig. Voir Kangourou.
Dents, 45 (fig.), 135 fig.), 136 (fig.), 138, 152 (fig.), 165, 167, 174, 176, 188 (fig.), 192, 202, 205, 209, 210, 219, 220, 221, 231, 235, 243 (fig. , 244 fig.), 247, 248, 251, 265; des baleines, 221; des ciseaux, 209, 210.
Depéret (C.), V, 128, 201.
Descartes, XXI, 2.
Déterminants, 134. Voir Caractères, endel, Weismann.
Dévonien, 50 (fig.), 109, 110 fig.), 121 et fig., 122 (fig.), 123, 127, 139 (fig.), 147 (fig.), 154 (fig.), 156 (fig.), 160-164 et fig., 177 (fig.), 233 (fig.).
Diadectes, 171 (fig.).
Diagrammes, Végétaux et animaux, 50; Vertébrés, 147; Poissons, 154; Amphibiens, 164; Reptiles, 177, 179; Dinosauriens, 193; Mammifères, 217; Oiseaux, 207; Habitats, 118, 119, 185, 219, 223. Migrations, 184, 185; Primates, 235; Transformations du milieu, 122; époques et surrections, 233. Époques géologiques, 139. Transformation de nageoire en pied, 157; d'aile en nageoire, 210. Voir Cartes, Tableaux.
Diastases, voir Enzymes, Catalyse, Chalones, Hormones.
Diatomées, 26, 27, 50 (fig.), 80, 93, 260.
Didelphys, 216 (fig.).
Difflugia, 105.
Dimetrodon, 173 et fig.
Dingo, 227.
Dinichthys, 152 (fig.), 153, 160 (fig.).
Dinocéphales, 174.
Dinoceras, 237.
Dinosauriens, Frontispice (fig. 1), 130, 171, 175, 177 (fig.), 178-180, 181 (fig.), **192-205**, 207 (fig.), 209, 251, 268.
Diplacanthus, 153, 155 (fig.).
Diplocaulus, 165 (fig.), 166.
Diplodocus 200 (fig.), 201.
Dipnoi, 154 (fig.), 156, 158, 267.
Dipterus, 155 (fig.).
Direction, 127, 130, 211, 221, 230. Voir Orthogenèse.
Distaso (A.), 25, 71.
Divergence, 143, 246. Voir Adaptation.
Dohrn (F.-A.), 225, 254.
Doigts, voir Membres.
Dolichocéphalie, 229.
Dolichodactylie, 67 et fig., 229.
Dollo (L.), 185 et fig., 192, 223 et fig.
Dopter, 71.
Dos de cuir (Reptiles), voir Cuir; à nageoire, 173 (fig.).
Driesch (H.), 8, 64.
Dromosaures, 174.
Drzewina (A.), voir Bohn.
Dubois (R.), 81.
Duclaux (E.), 71.
Duclaux (J.), V, VIII, IX, XII, XIII, 1, 15, 36, 51, 58.
Dugongs, 246.
Duhem (P.), 3.

E

Eau, Eaux, 7, 15, 23, **28-33**, 34, 35, 37, 38, 44, 52, 56, 62, 74, 75, 81, 93, 94, 142, 146, 156, 157, 160, 259; et sang, 31.
Écailles, 134, 163, 208.
Echidna, 216 (fig.).
Échinodermes, 45, 48, 106, 117, 157, 266.
Écosse, 157, 160 (fig.), 162.
Écureuils, 219 (fig.).
Edaphosaurus, 173 et fig.
Édentés, 113, 175, 196 (fig.), 217 (fig.), 218, 237.
Ehrenberg, 80.
Ehrlich (P.), 58, 226.
Eimer., XIV, 222.
Einstein, 3.
Elan vital, 252.
Élasmobranches, 267.
Élasmosaures, 190 (fig.).
Eldonia ludwigi, 113, 114 (fig.).
Électricité et vie, 46, 161.
Électrons, 40, 86, 90, 105.
Éléphants, 200, 239, 241, **245-249**, 253, 268. Voir *Elephas*.
Elephas, 246 et fig.; voir Mammouth, Proboscidiens.
Elpidiides, 113.
Empédocle, 6, 7.
Endothiodon, 174 (fig.).
Enzymes, 12, 35, 36, **57-58**, 59, 61, **63-69**, 78, 79, 94, 104, 136, 212, 225, 262. Voir Catalyse, Chalones, Hormones, Ferments.
Éocène, 122 (fig.), 183 (fig.), 199 (fig.), 217 (fig.), 222, 233 (fig.), 234, 236-238, 240 (fig.), 241 et fig., 244, 245, 249.
Eotitanops, 240 (fig.), 241 (fig.), 242.
Épigenèse. XII, 87.
Éponges, voir Spongiaires.

Équidés, voir Cheval.
Eryops, 164 (fig.), 167 (fig.).
Esturgeon, 154 (fig.), 156, 267.
ÉTARD (A.), 51, 71.
États-Unis d'Amérique, 163, 247 (fig.). Voir Amérique.
Étoiles de mer, 123 (fig.), 157, 266.
EUCKEN (R.), 7.
Eudendrium, 102.
Euglena, 102.
Eumicrerpeton, 165 (fig.).
Eurasie, 157, 234.
Europe, Européen, 69, 73, 150 (fig), 151, 152, 163, 166, 168, 174, 175, 178, 179, 180, 189, 191, 216, 233 (fig.), 234, 238, 239, 249.
Euryptérides, 108, 112, 120 et fig., 121, 141, 152, 267. Voir Scorpions de mer.
Eusarchus, 120 (fig.).
Évolution, causes, XVII-XVIII, 9, 16, 124 133-134, 146, 211-212, **225-230**, 232; modes, **218-224**, **230-231**; du germe, 17, 256, 257; des glandes, 65, 66; darwinienne, 103, **132-133**; lamarckienne, 69, 103, **131-133**; tétracinétique, tétraplastique, 17; arrêt de l'évolution, 146, 211-213; en cul-de-sac, 145, 201. Voir Adaptation.
Extinction, Élimination, 88, 124, 144, 153, 182, 201, 212-213, 232, 246, 247. Voir Sélection.

F

Faisan, 208 (fig.).
FARADAY, 56.
FAYE (H.), 3.
Fer, 27, 39 (fig.), 40, **44-45**, 46, 48, 52, 54, 59, 60, 73, 78, 80, 106, 139 (fig.).
Ferments, Fermentations, 35, 64, 136. Voir Enzymes.
FILHOL, 216.
FISCHER, XV.
Flagellés, 100, 101 (fig.). Voir Mastigophores.
FLAMMARION (C.), V.
Flore, houillère, 166 (fig.); à fleurs, 198 (fig.). Voir Angiospermes, Conifères, Cycadées, Fougères, Gymnospermes, Lichens, Lycopodes.
Fluor, 27, 30, 49, 54.
Foraminifères, 27, 28, 92, 103 (fig.), 124, 266.
Forêts, 93, 236.
Forme, Morphologie, XVI, 4, 10-11, 14, 17, 52, 85, 95, 103, 124-126, 129-133, 138, 142, 143, 146, 149-151, 211, 215, 220, 224, 225, 226, 228-230, 236, 254.
Fougères, 163 195.
Fouisseur, voir Habitat.
Fourmilier, 196 (fig.), 237, 253 (fig.).
FRAAS (E.), 185.
France, 200, 201, 241.
FREUNDLICH, 59.
FRITSCH (F.), 162.

G

Ga eopithecus, 219 (fig.).
Ganoïdes, 154-155 (fig.), 156, 160 (fig.), 174, 267; à nageoires frangées, 159, 164 (fig.); à nageoires lobées, 154 (fig.), 155 (fig.), 267. Voir Crossoptérygiens.
Gaspée, 157.
Gastéropodes, 108, 117, 267.
Gastrotomus bairdi, 153 (fig.), 159 (fig.).
GAUDRY (A.). VII, 99, 124-125, 128, 146, 162, 168, 192, 216, 235, 251.
GAUTHIER (A.), 36, 69.
Gavials, 183 (fig.), 193 (fig.).
GEGENBAUR (C.), 154, 158.
GEIKIE (A.), 24.
Géosaures, 183 (fig.), 192.
Germe, Cellules germinatives, 9, 10, 15, 17, 51, 132, 134, 136, 254, 256, 257. Voir Cellules, Chromatine, Hérédité.
GIARD (A.), XII, 1, 128, 132.
GIES (W.-J.), 27, 29, 32, 41, 42, 43, 53, 63.
Gigantactis ranhœfeni, 158 (fig.), 159 (fig).
Gigantosaurus, 200 et fig. Voir *Brachiosaurus*.
Gigantura chuni, 158 (fig.).
Gila, 171 (fig.).
Girafes, 227 (fig.), 228, 253, 268.
Glaciaire, 121 (fig.), 234, 246, 247 (fig.), 248 (fig.).
Glandes, X, **65-69**, 147, 226, 230, 257, 264. Voir Enzymes, Sécrétions.
GLEY (E.), X, 36, 65, 79, 229.
Globigerina bulloïdes, 102 (fig.).
Glossopteris, 163.
Glyptodon, 135 (fig.), 205.
Goethe, 254.
GOLDSMITH (V.), 134, 222, 250. Voir Delage.
GONDWANA, 112 (fig.), 156 (fig.), 163, 166 (fig.), 198 (fig.).
Gorganopsiens, 174, 175.
Gorille, 219 (fig.).
GRAHAM (T.), 60.
GREGORY (W.-K.), 136, 215.
Grenouille, 161, 164 (fig.), 268.
Grenville, 51 (fig.), 88, 92, 139 (fig.).
Greyson (Couches de), 108.
Griffes, voir Membres.
GRIMAUX, XV.
GUETTARD, 19.
Gymnotus, 160, 161.
Gymnospermes, 96.

H

Habitats, diagrammes, tableaux : 118, 119, 142, 185, 219, 223; aérien, vol, 118, 121, 143, 178, 182, **206-210**, 220; arboréal, saut,

grimpage, vol plané, parachute, 118, 187, 206-209, 214, 216, 218, 219, 220, 223, 224 ; arboréo-terrestre, 206, 217 (fig.), 223 ; terrestre, marche, course, saut, 117, 118, 120, 121, 123, 143, 163, 172, 174, 178, 179 (fig.), 182-186, 187, 192-205, 206, 209, 210, 220, 221, 223-224, 236-239, 243, 246 ; marche pesante, 240 (fig.), 242, 259 ; fouisseur, fouissement, 108, 113, 114 (fig.), 115, 163, 181 ; terrestre-aquatique, 162, 163, 172, 178, 186, 203 ; aquatique, nage, 32, 114, 115, 123, 130, 131, 142-143, 149-150, 165, 166, 172, 182-192, 209, 210, 221-222, 238, 246 ; aquatique-fluvial, 142, 178, 179 (fig.), 180, 181, 182-186, 187, 246 ; littoral, lacustre, palustre, 107, 159, 163, 170, 183-186, 188, 246 ; marin, pélagique, 32, 104, 107, 109, 110, 113, 117, 120, 179 et fig , 181, 182, 184-192, 238 ; abyssal (fonds), 108, 117, 149 (fig.), 150, 158 (fig.), 160, 178.

HÆCKEL (E.), 138.

HALE (G.-E), 39.

Halimeda, 92.

HALLEY (E.), 29.

HAMILTON, 121 (fig.), 123 (fig.), 127.

Haricots, 250.

HARTLEB (R.), 74.

Hasard, 6, 7, 8.

Hatteria, 177 (fig.), 210, 268. Voir Rhyncocéphales.

HAUG (E.), 19, 99, 146.

Héliotropisme, 53, 100, 102.

Hélium, 35.

HELMHOLTZ, 11, 51, 53

Hémoglobine, 46, 52, 227. Voir Oxyhémoglobine

Hémopyrrol, 52.

HENDERSON (L.-J.), 8, 16, 62.

Heræus, 73.

Herbivores, 174, 175, 193 (fig.), 196, 197, 198 (fig.), 197-202, 238, 240 (fig.), 243 (fig). Voir Nourriture.

Hérédité, 8-9, 13, 15, 43, 8-69, 83-84, 87, 134-135, 220, 256, 265. Voir Chromatine, Germe.

HÉROUARD (E.), 99.

HERTWIG (O., G. et P.), 84, 85.

Hesperornis, 209, 210 et fig.

Himalaya, 233 fig.), 234, 250.

Hipparion, 243, 244 (fig.).

Hippopotame, 219 (fig.), 268.

Hoatzins, 207.

Holoptychius, 155 (fig.).

Holothuries, 113, 114 et fig., 266. Voir Concombres.

Hominien, Homme, 13, 38, 216, 217 (fig.), 218, 245, 249 (fig.), 250, 255.

HOPPE-SEYLER, 52.

Hormones, **65**, 68, 69, 94, 104, 136, 226

HOUSSAY (F.), V, 1, 5, 99, 128, 132, 142, 146.

HOWE (M.-A.), 46, 92, 94.

HUENE (Fr. von), 202.

HUNTINGTON (E.), 122 (fig.), 123.

HUPPE, 73.

Huronien, 50 (fig.), 139 (fig.).

HUTTON (J.), 20.

HUXLEY (T.), 23, 58, 63, 175, 178, 215, 216, 221, 222.

Hyænodon, 222.

HYATT (A.), 96, 138.

Hydrogène, 7, 26, 27, 32, 34, 38, **40-41** et fig., 42 (fig.), 43, 44, 48, 52-55, 59, 61, 62, 63, 79, 86, 89, 90.

Hydroïdes, 102, 266

Hypohippus, 243, 244 (fig.).

Hypophyse, 229-230. Voir Pituitaire.

I

Ichthyornis, 210.

Ichthyosaures, 141 (fig.), 157 (fig.), 177 (fig.), 178, 179 et fig., 180, 181 et fig., **187-188** et fig., 190, 192, 195, 210 (fig.), 219 (fig.), 268.

Ictidopsis, 174 (fig.).

Iguanodons, 181 (fig.), 193 (fig.), **202-205** et fig.

Immunité, 64.

Indes, Indien, 163, 184 (fig.).

Individualité (Principe d'), 134.

INGENHOUSZ, 51.

Insectes, **117**, **121**, 123, 166 (fig.), 232, 267 ; et plantes, 93.

Insectivores, 178, **214-216**, 218, 220, 237, 268

Intelligence, 197, 248. Voir Cerveau, Nerfs.

Interaction, X, 6, **12**, 14, 15, **56-58**, **63-69**, 72, 87, **94**, 97, 105, 107, 130-133, 136, 140, 147, 212, 224, 225, 226, 230, 232, 245, 253, 254, 256, 257.

Invertébrés, 23, 44, 46, 50 (fig.), 66, 105, **106-127**, 133, 140, 146, 211, 232.

Iode, **45**, 49, 54.

Ions, Ionisation, 12, 33, 40-41, 44, 46, 47, **54-55**, 56, 78, 86, 105, 161.

Italie, 190.

J

JÆKEL (O. , 199.

JAMES (W.), 7.

JENNINGS (H.-S.), 102, 104, 105.

JOUAN (C.), 36.

JOUBIN (L.), 19, 81.

JOULE (J.-P.), 11, 53.

JUNGANO (M.), 25, 71.

Jurassique, 122, 125, 139 (fig.), 147 (fig.), 154 (fig.), 160, 164 fig.), 177 (fig.), 178, 179 (fig.), 180, 181, 183 (fig.), 188, 189 (fig.), 192, 193 (fig.), 196, 199, 202 (fig.), 203, 204, 207 (fig.), 208, 209 (fig.), 217 (fig. , 233 (fig.).

K

Kangourous, 219, 223 et fig., 224, 268 ; arboréaux, 187, 219, 223, 224.
Kansas, 191 (fig.).
KANT, XXVI, XXVII, 2.
Karroo, 174.
KELVIN (W.-Th.), 11, 22, 51, 54.
Kératine, 43, 140.
KING (Cl.), 22.
KLIGLER (I.-J.), 78, 79, 82.
KOHL (F.-G.), 83.
KOLLIKER (A.), 84.
KOWALEVSKY (W.), 235, 243 (fig.).
Krakatau, 260,
Kritosaures, 203, 204.

L

Labidosaurus, 171 (fig.).
Labyrinthodontes, 167 (fig.).
Lacertiliens, 184 (fig.), 190. Voir Lézards.
Lamantins, 217 (fig.), 218, 219 (fig.), 245, 246.
LAMARCK, VIII, XXI, 2, 130, 143, 212, 228, 231, 254,
Lamarkia, 151.
LAMBLING (E.), V, VIII, 36, 40, 79, 90.
Lamproies, 154 (fig.).
Lampes, voir Coquilles.
Lancelets, 148 (fig.), 150. Voir *Amphioxus*.
LAPLACE, XXI, 3, 20, 28, 261.
LAPPARENT (A.-C. de), V, 19, 24, 99, 146.
Laramie, Laramides, 122 (fig.), 123.
Lariosaurus, 189 (fig.), 190.
Laurentien, 50 (fig.), 139 (fig.).
LAUNAY (L. de), 19, 23.
LAVOISIER, XXI, 2, 51, 88, 261.
LECLERC DU SABLON (M.), 1.
LECOMTE DU NOÜY (P.), 87.
LE DANTEC (F.), VIII, XII, 1, 6, 7, 15, 16, 36, 69, 128, 132.
LEIDY (J.), 180, 216.
LENICQUE (H.), 36.
Lémuriens, Lémurs, 137 (fig.), 216, 217 (fig.), 218, 235 (fig.), 237, 249.
Léopards, 205.
Lepidosiren, 160.
Lézards, 170, 171, 177 (fig.), 178, 184 (fig.), 190, 210, 219 (fig.), 268 ; de mer, 191 et fig.
Lias, 50 (fig.).
Lichens, 26.
Limnoscelis, 172.
Limulus, 111 (fig.), 112, 120.
Lingula, *Lingulella*, 109, 110 (fig.), 111 (fig.).
LINNÉE, 214.
Lions, 205.
Lithium, 49, 54.
Lithothamnium, 92.
LOCKYER (J.-N.), 3.
LOEB (J.), VIII, XVI, 6, 35, 44, 46, 69, 102, 261.
LOEB (L.), 69.
Loricaria, 160.
Louisella, 113, 114 (fig.).
Loups, 205, 222, 227.
Loutres, 219 (fig.).
LULL (R.-S.), 197, 198 (fig.), 201.
Lune, 22, 24, 25 (fig.), 37.
Lycopodes, 163.
LYELL (Ch.), 19, 20, 92, 232.
Lysorophus, 165.

M

Macaques, 219 (fig.).
MACÉ, 71.
Mâchoires, 175, 196, 210, 225.
Mackensia costalis, 113, 114 (fig.).
Madagascar, 137 (fig.).
MAGNAN (A.), 146.
Magnésium, 27, 30, 31, 39 (fig.), 43, **44**, 48, 52, 54, 55, 59, 60, 62, 73, 75, 90.
Main, voir Membres.
Mammifères, 18, 43, 113, 118 (fig.), 124, 130, 135, 141 (fig.), 147 (fig.), 149 (fig.), 151, **175-178**, 181, 183 (fig.), 212, **214-254**, 268 ; proto-, 176, voir Reptiles, Théromorphes.
Mammouths, 248 et fig.
Manganèse, 27, 49, 52, 54, 62, 78, 90.
Manteoceras, 241 (fig.).
Marche, voir Habitat, Membres.
MARGERIE (E. de), 19, 143.
MARION (A.-F.), 71.
Mars, 21.
Marsouins, 184.
MARSH (O.-C.), VIII, 180, 195, 196, 197, 201, 204, 210, 216.
Marsupiaux, 187, 216 (fig.), 217 et fig., 223 et fig., 268.
MARTONNE (E. de), 19.
Mastigophores, 101 (fig.), 104, 266. Voir Flagellés.
Mastodontes, 239, 241, 246, 248, 268.
MATISSE (G.), XII, 36.
MATTHEW (W.-D.), 215, 235 (fig.).
MAYER, 53.
Méditerranée, 238 ; eurasiatique, 157, 172 (fig.), 198 (fig.).
Méduses, 114, 115, 116, 117 et fig. ; Scyphoméduses, 116-117.
Membres, aile, 182, 208-210 et fig., 220 ; nageoire, 116, 141-142, 150, 156, **157** (fig.), **157-160**, 163, 165, 173 (fig.), 182, 183 (fig.), 187 (fig.), 210 (fig.) ; rame, aviron, palette, **157** (fig.), 172, 183 (fig.), 187, **190-192**, 210 ; pied, patte, 136, 144, **157** (fig.), 161, 162 (fig.), 166, 169, 170, 182, 194, 196, 197, 198, 199, 209, 216, 219, 220, 223 (fig.), 235, 236, 237, 243-245 ; griffes, 169, 197, 206,

217 (fig.) ; main, doigts, 67 (fig.), 136, 137 (fig.), 144, 169, 190, 223, 229, 243-249, 245 ; queue, 116, 162, 166, 168, 169, 170, 172, 190, 195, 197, 204, 208, 233 (fig.), 237 (fig.), 246 ; cou, cervical, 152 (fig.), 191, 192, 205, 227 (fig.), 228-229, 246, 253.
MENDEL, Mendélisme, 243, 250. Voir Caractères, Déterminants.
MENDELSSOHN (M.), 46, 161.
Melanostomias, 158 (fig.), 159 (fig.).
Mérostomes, Mérostomacés, 108, 111 (fig.), 117, 152.
Mesohippus, 243 (fig.).
Mesosaurus, 189 (fig.).
METCHNIKOFF (E.), 251.
Météorites, 25 (fig.), 39, 51 ; Meteor Crater de l'Arizona, 25 (fig.).
Metopias, 168.
MEUNIER (S.), V, 19, 36.
MEYER (H. von), 162.
Micrococcus, 75.
Migrations, 94, 103, 123, 142, 144, 163, 185-187, 188, 233, 234, 238-240.
MINCHIN (E.-A.), 83.
Miner (Roy-W.), 108, 111.
Miocène, 122 (fig.), 217 (fig.), 233 fig.), 234, 239 et fig., 244 (fig.).
Mississipien, 121 (fig.), 139 (fig. ,147 (fig.), 154 (fig.), 164 (fig.), 177 (fig.), 207 (fig.).
Molaria, 111 (fig.), 112.
Mollusco'des, Mollusques, 46, 80, 106, 117, 118, 124, 267.
Monodactyle, 144.
Monotrèmes, 216, fig.), 217, 268.
MONTANA, 75, 91 (fig.), 197, 203 (fig.).
MONTLIRAULT, 51.
MOODIE (Roy-L.), 162, 163.
MORGAN (Lloyd), XIV, 61, 224.
Mormyrus, 161.
Morphologie, voir Forme.
MORRISSON, 199 (fig.), 200, 201 (fig.).
Mosasaures, 171 (fig.), 177 (fig.), 179 (fig.), 180, 183 (fig.), 184 (fig.), **191-192** et fig., 206, 209, 219 (fig.), 268.
MOULTON (F. R.), 28.
MUNTZ (A.), 74.
Muridés, 247, voir Souris.
Musaraignes, 214, 215 (fig.), 216, 219 (fig.), 222, 231.
Mutations, 43, 105, 124, 133 ; de de Vries, 95, 127, 133, 231, 245 ; de Waagen, 124-127 et fig ; *Mutationsrichtung*, 126, 127, 222, voir Orthogenèse. Voir Saltation, Variation.

N

NÆGELI (C.), 83, 222.
Nage, voir Habitat.
Nageoires, voir : Ganoïdes, Membres, Poissons.
Nandous, 209.
Nanisme, 249 (fig.).
Naosaurus, 202.
NATHANSON, 74.
Nautile, 126.
Nekton, 81.
Nemichthys, 158 (fig.), 159 (fig.).
Noelenus, 109 et fig.
Néon, 35.
Neoscopelus, 158 (fig.), 159 (fig.).
Nereis virens, 115 et fig.
Nerfs, Nerveux (Système), 43, 94, 95, 131, 161, 168, 211, 212. Voir Cerveau, Intelligence.
NEUMAYR (M.), 126, 222.
Névada, 188 (fig.).
Newark (Époque de), 92, 193 (fig.), 194 (fig.).
NEWCOMB (S.), 128.
Newland (Calcaires du), 75, 76 (fig.).
Newlandia concentrica, frondosa, 91 (fig.).
NEWTON, 2, 10, 11, 15.
Nickel, 54.
NICOLLE (M.), 36.
Nil, 246 (fig.).
Niton, 35.
Nitrates, Nitrites, voir Azote.
Nitrifiant, voir Bactéries.
Nitrobacter, 73, 76, 77.
Nitrosococcus, 76.
Nitrosomonas, 73, 76, 77.
Noctiluques, 104.
Nostoc, Nostocacées, 260.
Nourriture, Alimentation, XV, 72-73, 78, 79, 93, 100, 101 (fig.), 103, 104, 108, 123, 151 (fig.), 210, 219, 220, 221, 232, 236 ; carnivore, herbivore, insectivore, voir ces mots ; ommivore, 175.
Nothosaures, 184 (fig.), 219 (fig.).
Nucléine, 83.
Nucléo-protéine, 105. Voir Cellule, Noyau.

O

Océan (Age de l'), 24, 29-31.
Offensifs (Organes), 14, 108, 118 (fig.), 138, 147-151, 204-205, 221, 240 (fig.). Voir Défense.
Ohio, 152.
Okapi, 227 (fig.), 243.
Olenellus, 109.
Oligocène, 122 (fig.), 217 (fig.), 233 (fig.), 234, 238, 240 (fig.), 241 (fig.), 242, 243 (fig.), 244 (fig.), 245, 246 (fig.), 249.
OLIVE (E.-W.), 83.
Omnivores, voir Nourriture.
Onguiculés, 217 (fig.), voir Griffes.
Ongulés, 217 (fig.), 236, 237, 268.
Ophiacodon, 170.
Ophidiens, 177 (fig.), 184 (fig.), 210. Voir Serpents.

Opisthoproctus soleatus, 158 (fig.), 159 (fig.).
Opossum, voir Sarigue.
ORBIGNY (A. d'), 20, 99.
Ordovicien, 50 (fig.), 109, 110 (fig.), 121, 122 (fig.), 138, 139 (fig.), 147 et fig., 148, 149, 151, 154 (fig.), 164 (fig.), 177 (fig.), 233 (fig.).
Ornithischia, 192, 202, 203.
Ornitholestes, 196.
Ornithomimus, 195 (fig.), 196 et fig.
Orohippus, 236 (fig.).
Orthogenèse, XIV, 133, 221, 222, 230, 241 (fig.), 245. Voir Rectigradation.
OSBORN (H.-F.), V, VI-XVIII, 8, 17, 87, 127, 143, 192, 216, 224, 232, 241.
Ossicules, 172, 225.
Osteolepis, 153 (fig.).
Ostracodermes, 141, **148, 151-154** et fig., 267.
OSTWALD (W.), 3, 262.
OWEN (R.), 162, 173, 180, 216.
Oxhydryle, 59.
Oxygène, Oxydation, 7, 27, 31-35, 38, **41**, 42, 43, 44, 45, 46, 48, 52-54, 56, 59, 61, 62, 73, 77-81, 88-90.
Oxyhémoglobine, 45, 70, 227.

P

Palæaspis, 151 (fig.).
Palæomastodonte, 246 et fig.
Palettes, voir Membres.
Palissades, 233.
Palmyra aurifera, 116.
Panspermie, 51.
Pantolambda, 237 (fig.).
Pantylus, 172.
Paradoxides, 112 (fig.).
Parasuchiens, 184 (fig.).
Parathyroïde, voir Thyroïde.
Pareiasaures, 170, 174, 175.
Paris, 234.
PASTEUR, XXI, 80.
Patagonie, 201.
Patriocetus, 221.
Patte, voir Membres.
PATTEN (W.), 141.
Pelagothuria, 114 (fig.).
Pélécypodes, 117, 267.
Pélycosaures, 170, 178.
Pennsylvanie, 162 et fig., 163.
Perfectionnement interne, 8, 220, 223.
Pentacta frondosa, 113, 114 (fig.).
Permien, 109, 122 (fig.), 139 (fig.), 147 (fig.), 154 (fig.), 164 et fig., 168, **172** (fig.), 173-178, 181, 189 (fig.), 192-195, 206, 207 (fig.), 216, 217 (fig.), 233 (fig.), 234.
Permo-carbonifère, 167 (fig.), 171 (fig.), 173 (fig.), 174, 192.
Permo-trias, 122 (fig.), 174.
Peytoia nathorsti, 116, 117 et fig.
PERRIER (E.), V, XII, XXIV, 1, 19, 99, 132, 146.
PERRIER (R.), 99, 146.
PERRIN (J.), 20, 58, 86-87.
Phalanger, 219 (fig.), 223 et fig.
PHILLIPS (J.), 23, 46.
PHILLIPS (O.-P.), 83.
Phoques, 217 (fig.), 218, 219 (fig.).
Phosphates, 27, 31, 43, 44, 63, 140, 226, 259.
Phosphosrescence, Organes photogènes, 12, 56, 81, 104, **159** (fig.), **161**.
Phosphore, 27, 40, **43**, 48, 52, 54, 55, 58, 59, 60, 73, 79, 85, 90, 93.
Photosynthèse, 51.
Phyllopopes, 109, 112.
Phytosaures, 175, 177 (fig.), 178, 183 (fig.), 193 (fig.), 207 (fig.).
Pieds, voir Membres.
Pigeons, 207 (fig.).
Pinéale (Glande), 66.
Pingouins, 210 et fig.
Pins, 96.
Pituitaire (Corps), 66, 229-230, 261.
Placentaires, 217 et fig., 268.
Placochelys, 186 (fig.).
Placodontes, 186 (fig.).
Plankton, 81.
Platecarpus, 192.
Plateosaurus, 198 (fig.), 199.
Pleistocène, 122 (fig.), 200, 217 (fig.), 218, 234, 239, 248 (fig.).
Plésiosaures, 177 (fig.), 178, 179, 180, 184 et fig., 189 (fig.), 190 et fig., 268.
Pliocène, 122 (fig.), 217 (fig.), 233 (fig.), 239, 240, 243, 249.
Plomb, 49, 54.
Plongeon, 209, 210.
Podokesaurus, 193 (fig.).
POINCARÉ (H.), 6, 20.
Pois, 250.
Poisons, 46, 64, 104.
Poissons, 43, 118 (fig.), 141 et fig., 143, **146-161**, 170, 174, 183, 192, 211, 219 (fig.), 225, 231, 267 : osseux, 159, 160, voir Téléostéens ; à nageoires frangées, 158 (fig.), 160 ; lobées, voir Ganoïdes ; pulmonés, 152-153, 154 (fig.), 155 (fig.), 156, 158, 160, 267, voir Dipnoi. Voir Nageoires. Proto-, 138, 148, 149, 150, voir Amphibiens.
Polychètes, 115.
Polynoë squamata, 115 (fig.), 116.
Porc-épic, 205.
Porifères, voir Spongiaires.
Portheus, 191 (fig.), 192.
Potassium, 27, 30, 3 , 40, **44**, 48, 52, 54, 55, 59, 60, 62, 73, 75, 90.
Poulpes, 126.
POULTON (E.-B.), 6, 23, 132.
Préadaptation, 145.

Précambrien, voir Cambrien.
Prévost (C.), 20.
Priestley, 51.
Primates, 216, 217 (fig.), 218, 238, 249, 268. Voir Anthropoïdes, Aye-Aye, Babouins, Gorilles, Hommes, Lémuriens, Macaques, Simiens, Singes.
Proboscidiens, 239, 240, 242, **246-249**, 268.
Procolophon, 175.
Proganosaures, 178, 184, 189 (fig.).
Protistes, 83.
Protitanotherium, 241 (fig.).
Protocetus, 221.
Protochordés, voir Chordés.
Protoplasme, 17, 34, 38, 41, 44, 58, 68, 78, **81-83**, 86, 88, 94, 100, 103, 104, 211; origine, 31-32.
Pteranodon, 206.
Pterichthys, 152, 155 (fig.).
Ptérodactyle, 206 (fig.).
Ptérosauriens, 177 (fig.), 178, 193 (fig.), **206**, 207 (fig.), 219 (fig.), 268.
Ptyonius, 165 (fig.).
Pupin (M.-I.), 10-11.
Pygmées, 249 (fig.).
Pyrénées, 74, 233 (fig.), 234.

Q

Quaternaire, 147, 154, 164, 176, 217 (fig.), 227, 233 (fig.).
Queue, voir Membres.
Quinton (R.), 19, 30.

R

Raies, 149 (fig.), 151, 154 (fig.).
Rabaud (E.), V, VIII, XII, 1, 15, 86, 128, 132, 134, 250, 256.
Radioactivité, Radium, 5, 9-10, 23, 35, 54, 56, 85.
Ralentissement, 13, 96, 133, 136, 212, 230, 244-246, 253.
Rames, voir Membres.
Rangifer tarandus, 248 (fig.).
Rats, 247.
Rayonnement adaptatif, Expansion adaptative, 79, **103**, 106, 107, 108, 118, 119 (fig.), **143-145**, 150, 154 (fig.), 163, 170, **175-178**, 184, 202, 217 (fig.), 218, 219 (fig.), 220-221, 237, 249. Voir Adaptation.
Rectigradation, 230, 241 (fig.), 242, 252. Voir Orthogenèse.
Reichert (E.-T.), 70, 154, 225, 227.
Régulation, 45, 63, 68, 80, 81; de la température, 176. Voir Corrélation.
Relativité (Princ ipede), 3.
Renards, 227.
Renault (E.), 71.
Rennes, 248 (fig.).
Reptiles, 119 (fig.), 124, 130, 147 (fig.), 149 (fig.), 151, 157 (fig.), 163, 164 (fig.), 166 (fig.), **169-206**, **210-213**, 216, 219 (fig.), 225, 226, 232, 238, 242, 268; volant, 206, 268; Protomammifères, Théromorphes, 174, 175, 217 (fig.), 268; proto-, 170, 171 (fig.), 173, 180.
Requins, 121 (fig.), 141 (fig.), 148, 153-155 et fig., 157, 187, 210 (fig.); acanthodiens, 148, 153.
Rhea, 209.
Rhinocéros, 237, 240, 241, 248 (fig.); poilus, 248 (fig.).
Rhizopodes, 104, 266.
Rhizostomés, 116.
Rhodophyceæ, 92.
Rhyncocéphales, 177 (fig.), 178, 184 (fig.).
Rhytidodon, 183 (fig.), 193 (fig.).
Riboisière (J. de la), 146.
Richards (H.-M.), 53.
Richet (C.), 65.
Richter (H.). 51.
Rocheuses (Montagnes), 123, 181, 188, 196, 199 (fig.), 200, 201 (fig.), 233 (fig.), 234, 238, 239 (fig.).
Rongeurs, 217 (fig.), 218, 219 (fig.), 236, 238, 247, 268.
Roux, XIV.
Rumford (B.-J.), 11.
Russel (H.-N.), 37, 38.
Russie, 175.
Rutherford (E.), 3, 10, 23, 40, 56, 86.
Rutimeyer, 216.

S

Sabatier (P.), 36, 65, 262.
Sacquépée, 71.
Sagitta, 108, 116 et fig.
Saint-Hilaire (Geoffroy), XXI, 141, 197, 254.
Salamandres, 162.
Sales-Guyon, 51.
Salina, 151.
Saltation, 127, 231, 245, 253, voir Mutation, Variation.
Salure, voir Océan, Sel, Sodium.
Sang, 12, **31**, 43, 46, 63, 65, 70, 176, 227.
Saragota, 91 (fig.).
Sarigues, 216 (fig.), 218.
Saurischia, 192.
Sauropodes, 179 (fig.), 180, 193 (fig.), 195 (fig.), **197-203**, 242.
Saussure (de), 51.
Saut, voir Habitat.
Savigny, 116.
Schæffer (E.), 65.
Science, 2.
Schickchockiens (Monts), 121 (fig.).
Schizophycées, 260.
Schleiden (M.-J.), 83.

Schlœsing, 74.
Schopenhauer, 7.
Schuchert (C.), 121, 122, 123, 151, 157, 164, 235.
Schwann (T.), 83.
Scorpions, 112, 120 et fig., 123, 267.
Scrope (G.-P.), 19.
Scymnognathus, 176 (fig.).
Scyphoméduses, 116, 117 (fig.), voir Méduses.
Sécrétions internes, **65-69**, 131, 147, **229-230**, 256, 263-265. Voir Catalyse, Enzymes, Glandes.
Seeley (H.-G.), 173.
Sel (dans l'Océan), 24, 29-30. Voir Chlore, Océan, Salure, Sodium.
Sélection, 16, 17, 61, 88, 103, 105, 124, 127, 131, 132, 173, 205, 212, 220, 221, 224, 228, 245, 247 ; sélection coïncidente, XIV, 224.
Sélaciens, 154 (fig.).
Semon (R.), 132.
Sémostomés, 117.
Senebier, 51.
Sequoia, 84 (fig.), 86, 87, 130.
Serpents, 171 (fig.), 177 (fig.), 178, 184 et fig., 210, 268, voir Ophidiens ; de mer, 184 (fig.).
Seymouria, 171 (fig.).
Sierras, 122 (fig.) ; Névada, 123, 199 (fig.), 233 (fig.).
Silicium, Silice, 26, 27, 40, 48, 50 (fig.), 54, 60, 93, 103 (fig.).
Silurien, **XIX**, 50 (fig.), 109, 120, 122 (fig.), 139 (fig.), 141, 147 (fig.), 150 (fig.), 151, 152, 154 (fig.), 161, 164 (fig.), 177 (fig.), 233 (fig.).
Simiens, 235 (fig.), 249. Voir Singes.
Singes, 217 (fig.), 218, 235 (fig.), 245. Voir Anthropoïdes, Aye-Aye, Babouins, Gorilles, Hommes, Lémuriens, Macaques, Primates, Simiens.
Siréniens, 245, 246.
Smith (G.-E.), 215.
Smith (Perrin), 124, 147.
Sodium, 24, 27, 29-31, 39 (fig.), 40, **45**, 48, 54, 55, 62, 73, 75, 161. Voir Chlore, Sel.
Sollas (W.-J.), 24, 30.
Soma, 129, 265, voir Cellules somatiques.
Soufre, Sulfates, Sulfureux, 27, 31, 40, 41, **43-44**, 48, 50 (fig.), 54, 58, 59, 60, 73, 74, 79, 90.
Souris, 69-70, 247. Voir Muridés.
Spadella cephaloptera, 116.
Spécialisation, 91, 93, 124, **144-145**, 151, 153, 160, 176, 238.
Spencer (Herbert), 130, 212.
Sphargis, Sphargides, 185-186 et fig.
Spirifer mucronatus, 126 (fig.), 127.
Spitzberg, 188.
Spongiaires, Éponges, Porifères, 26, 106, 117, 118 (fig.), 266.
Spores, 50, 91, 94, 102.
Stauraspis stauracantha, 103 (fig.).
Stégocéphales, 163, 164 (fig.), 170, 174, 268.
Stegomus, 193 (fig.).
Stégosaures, 203-205.
Sternoptyx diaphana, 158, 159 (fig.).
Strasburger (E.), 84.
Strontium, 27, 28, 49, 54.
Struthiomimus, 195 (fig.), 196 et fig., 209.
Stutzer (A.), 74.
Stylonurus excelsior, 120 (fig.).
Stylophthalmus paradoxus, 158, 159 (fig.).
Sudburien, 50 (fig.), 139 (fig.).
Suess (E.), 28, 112 (fig.), 156 (fig.), 164, 235.
Suisse, 241.
Surrénales (Capsules), 66, 264.
Survivance du plus apte, 16, voir Sélection.
Symbiose, Symbiotique, 74, 77, 79, 83, 144.
Synapta girardii, 113, 114 (fig.).

T

Tableaux, durée des sédimentations, 24 ; bio-éléments (tabl. *I*), 27 ; âge des océans, 38 ; eau de mer et sang, 31 ; atmosphère 35 ; fonctions des bio-éléments (tabl. II), 48-49 ; chlorophylle, 52 ; ionisation, 54 ; titre des protéines, 79 ; Invertébrés 106 ; Mammifères, 218 ; germe et soma, 129 ; adaptations, 131, aux habitats, 142, 144, 185 ; coordination des actions et réactions, 254. Voir Cartes, Diagrammes.
Taconique, 122, 233.
Tapirs, 237, 240, 268.
Tasmanie, 163.
Tatous, 135, 205, 237.
Taupes, 219.
Taurocholique, 43.
Téléostéens, 154, 156, 158, 160, 267, voir Poissons.
Température, 21, 37, 38, 43, 122, 146, 160, 176, 195, 207, 212, 233.
Terebratula, 109, 110 (fig.).
Tertiaire, 139, 147, 154, 164, 177, 178, 181, 207, 211, 212, 217, 233-236, 240, 249.
Terre, 4, 15, 18, **19-28**, 33, 38, 53, 61, 72-75.
Têtards, 161.
Téthys, 157, 172, 198.
Tétons (Monts), 92.
Texas, 165, 167, 170-175, 181.
Thériodontes, 175.
Thérocéphales, 174.
Théromorphes, voir Mammifères, Reptiles.
Theropleura, 170.
Théropodes, 179 (fig.).
Thinopus, 160 ; *antiquus*, 160 (fig.).

Thymus, 66, 161, 265.
Thyroïde, Parathyroïde, 45, 66, 229, 264, 265.
Tigres, 205.
Titane, 27, 28, 39.
Titanothères, 136, 236 (fig.), 240-241 (fig.), 242, 243, 246, 268.
Tortues, 175, 177, 178, 184, 185 (fig.), 186, 188, 211, 219 (fig.), 268.
Toxique (Action), 46, voir Poisons.
Trachodon, 181 (fig.), 203 (fig.), 204 (fig.), 251.
Traquair (R.-H.), 157.
Trematops, 167.
Trias, 122, 139, 147, 154, 164 (fig.), 168, 174, 175, 177 (fig.), 178, 179 (fig.), 180, 183, 188, 193 (fig.), 194 (fig.), 197, 198, 206, 207 (fig.), 217 (fig.), 233 (fig.), 234
Triceratops, 205.
Tridactylisme, 144.
Trillium, 86.
Trilobites, 108, 109 (fig.), 111, 113, 117, 118, 119, 157, 267.
Trimerorachis, 166.
Trinacromerion osborni, 190 (fig.).
Trinity-Morrison (Époque de), 198 (fig.), 200.
Trituberculés, 217 (fig.)
Tupaia, 215 (fig.).
Turaco, 46.
Tylosaurus, 183 (fig.), 191 (fig.), 192.
Tyrannosaurus, Front ispice (fig. 1), 195 (fig.), 197, 205.

U

Uintathère, 236 (fig.).
Uranium, 23.

V

Van Tieghem (Ph.), 71.
Varanops, 170, 171 (fig.).
Varanus, 170.
Variation, 7, 105, 127, 133, 135, 225, 231. Voir Mutation, Saltation.
Vers, 115, 123, 266. Voir Annelés.
Vertèbres, 173, 231, 246, 251.
Vertébrés, 50, 66, 105, 117, 118, 127, 129, 133, 138, 147, 154 (fig.), 157, 159, 182, 200, 232, 267, 268. Voir Chordés.
Vitalisme, 2, 5, 8, 53.
Vitesse, 10, 12, 86, 247. Voir Accélération, Ralentissement.
Viviparité, 188.
Vol, voir Habitat, Membres.
Volcans, Volcanique, 24-26, 34, 38, 42, 50, 121, 157, 181, 195.
Vries (H. de), 6, 95, 127, 132. Voir Mutation, Saltation.

W

Waagen (W.), 124-127, 251. Voir Mutation.
Walcott (C.-D.), 23, 24, 75, 106, 108, 110-114, 116, 148.
Wallace (A.-R.), 19, 235.
Walrus, 219.
Wasteneys (H.), 102.
Watson (D.-M.-S.), 173.
Weismann (A.), XI, 15, 16, 84, 85, 132, 133, 134.
Wheeler (W.-C.), 92.
Wibliston (S.-W.), 163, 170, 192.
Wilson (Ed.-B.), 83, 87.
Wilstatter, 52, 89.
Winogradsky (S.), 73.
Wolf, 3.
Wolff (C.-Fr.), XII.
Woodward (A.-S.), 150.
Wurmser (R.), XIX.
Wurtemberg, 167.
Wyoming, 148, 181, 188, 198, 201, 202.

X

Xénon, 35.

Y

Yapok, 219.
Yellowstone (Parc du), 91.

Z

Zeiller, 71.
Zeuglodon, 221, 222, 238, 245.
Zinc, 54, 56.
Zymase, 35.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

PRÉFACE du traducteur V

PRÉFACE de l'auteur à l'édition française XXI

PRÉFACE de l'auteur à l'édition américaine (1918) XXIII

INTRODUCTION 1

Quatre questions sur l'origine de la vie : Vitalisme ou mécanisme ? Évolution continue ou nouvelle ? Création ou évolution ? Loi ou hasard ? p. 1. — La conception énergétique de la vie, p. 9. — Les quatre complexes d'énergie, p. 14.

PREMIÈRE PARTIE

L'ADAPTATION DE L'ÉNERGIE

CHAPITRE I

PRÉPARATION DE LA TERRE A LA VIE 19

Le milieu cosmique primitif. La terre avant l'apparition de la vie, p. 20. — L'âge de la terre et le commencement de la période biologique, p. 22. — Le milieu primitif. Les eaux avant l'apparition de la vie, p. 28. — Évaluation de l'âge des océans par la salure des eaux, p. 29. — Le milieu chimique primitif, p. 31. — Le milieu primitif. L'atmosphère, p. 33.

CHAPITRE II

LE SOLEIL ET LES ORIGINES PHYSICOCHIMIQUES DE LA VIE 36

Chaleur et lumière primitives, p. 36. — Bio-éléments existant dans le soleil, p. 38. — Propriétés cosmiques et biologiques des bio-éléments principaux, p. 40. — La chaleur solaire dans le milieu primitif. L'énergie électrique, p. 46. — Emprunts d'énergie à la lumière solaire, p. 51. — L'action et la réaction considérées comme propriétés adaptatives des bio-éléments, p. 54. — Interaction (corré-

Pages.

lation) dans les propriétés des bio-éléments, p. 56. — L'adaptation dans l'état colloïdal, p. 58. — Hypothèses sur les états physicochimiques primordiaux de la vie, p. 59. — Évolution des composés organiques nouveaux, p. 61. — Évolution des interactions, p. 63. — Différenciation physicochimique, p. 69.

CHAPITRE III

ÉVOLUTION DES BACTÉRIES, DES ALGUES, ET DES PLANTES..... 71

Énergie et morphologie. Premier stade de l'évolution biochimique chez les Bactéries, p. 71. — Les Bactéries dans la régulation de la vie, p. 80. — Évolution du protoplasme et de la chromatine, les deux éléments constitutifs du monde vivant, p. 81. — Chromatine et chromosomes, principes de l'hérédité, p. 83. — La chlorophylle des plantes et l'énergie de la lumière solaire, p. 88. — Évolution des Algues, p. 90. — Comparaisons physicochimiques entre l'évolution végétale et l'évolution animale, p. 93.

DEUXIÈME PARTIE

L'ÉVOLUTION DE LA FORME ANIMALE

CHAPITRE IV

LES ORIGINES DE LA VIE ET DE LA FORME ANIMALE DANS L'ÉVOLUTION DES INVERTÉBRÉS 99

Évolution des animaux unicellulaires (Protozoaires), p. 100. — Évolution des animaux pluricellulaires (Métazoaires), p. 106. — Formes précambriennes et cambriennes des Invertébrés, p. 106. — Réactions aux changements du climat et des autres conditions environnantes aux époques géologiques, p. 121. — Les mutations de Waagen, 124.

CHAPITRE V

ÉVOLUTION VISIBLE ET INVISIBLE CHEZ LES VERTÉBRÉS..... 128

Erreurs et vérités des théories lamarckienne et darwinienne. Caractère adaptatif des actions, réactions et interactions externes et internes, p. 130. — L'évolution des caractères est plus importante que celle des espèces. Caractères visibles et déterminants invisibles,

Pages.

p. 133. — Lois de l'évolution morphologique dans l'adaptation à la locomotion, à l'attaque, à la défense et à la reproduction, p. 138. — Loi de convergence ou de parallélisme des formes dans les adaptations locomotrices, offensives et défensives, p. 140. — Ramifications ou divergences morphologiques. Loi du rayonnement adaptatif, p. 143.

CHAPITRE VI

ÉVOLUTION MÉCANIQUE DE LA FORME CORPORELLE CHEZ LES POISSONS ET LES AMPHIBIENS (BATRACIENS) 146

Évolution rapide dans des milieux relativement constants, p. 146. — Mécanismes moteurs offensifs et défensifs, p. 147. — Premiers Poissons à armure, p. 151. — Les Requins primitifs, ancêtres des Vertébrés supérieurs, p. 153. — Apparition et évolution des Poissons actuels, p. 155. — Évolution morphologique des Amphibiens (Batraciens), p. 161.

CHAPITRE VII

ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DES REPTILES ET DES OISEAUX 169

Apparition des premières formes reptiliennes. Les Protoreptiles de l'Amérique du nord et du Sud-africain, suivis par les premiers Reptiles supérieurs, p. 170. — Origine des Mammifères. Rayonnement adaptatif des dix-huit ordres de Reptiles, p. 175. — Données et lacunes géologiques sur l'évolution des Reptiles, p. 178. — Adaptation aquatique directe et regressive des Reptiles, p. 182. — Adaptation terrestre. Dinosauriens carnivores, p. 192. — Dinosauriens herbivores. Sauropodes, p. 197. — Les Iguanodons, p. 202. — Adaptation aérienne. Ptérosauriens, p. 206. — Origine des Oiseaux, p. 206. — Hypothèses sur les causes de l'arrêt dans l'évolution des Reptiles, p. 210.

CHAPITRE VIII

ÉVOLUTION DES MAMMIFÈRES 214

Premiers Mammifères : insectivores et arboréaux, p. 215. — Évolution des caractères « singuliers » et corrélation physicochimique, p. 218. — Hypothèses sur les causes de l'évolution des Mammifères, p. 225. — Principaux modes d'évolution des caractères chez les Mammifères, p. 230. — Réactions des Mammifères aux changements du milieu, p. 231. — Succession générale des Mammifères dans

Pages.

l'Amérique du nord, p. 237. — Évolution de la chromatine dans les nouveaux caractères partiellement prédéterminés par l'hérédité. Importance des changements de proportions, p. 240. — Apparition de nouvelles proportions dans les caractères non prédéterminés par l'hérédité, p. 242. — L'Afrique, grand théâtre d'expansion des Mammifères, p. 245. — Inférences tirées de l'observation des modes de l'évolution, p. 250. — Direction à donner aux expériences et aux recherches futures, p. 255.

APPENDICE 259

Note I. Divers modes d'emmagasinement et de transformation de l'énergie dans les organismes vivants, p. 259. — Note II. Les Algues bleues-vertes sont probablement les premières colonies vivantes de notre planète, p. 260. — Note III. Un des secrets de la vie. La transformation synthétique de la matière inerte, p. 260. — Note IV. Interaction catalytique. Accélération des réactions chimiques par la présence d'une autre substance qui ne se consomme pas dans la réaction, p. 261. — Note V. Les causes ou les agents de la vitesse et de la coordination des réactions dans les corps vivants. Les enzymes, colloïdes, etc., p. 262. — Note VI. Interactions des organes à sécrétion interne et des organes de l'hérédité, p. 264. — Note VII. Principaux groupes d'animaux mentionnés, p. 266.

BIBLIOGRAPHIE DE L'ÉDITION AMÉRICAINE 269

LISTE DES FIGURES 283

INDEX ALPHABÉTIQUE 287

TABLE ANALYTIQUE DES MATIÈRES 301

2075-21. — Corbeil. Imprimerie Crété.

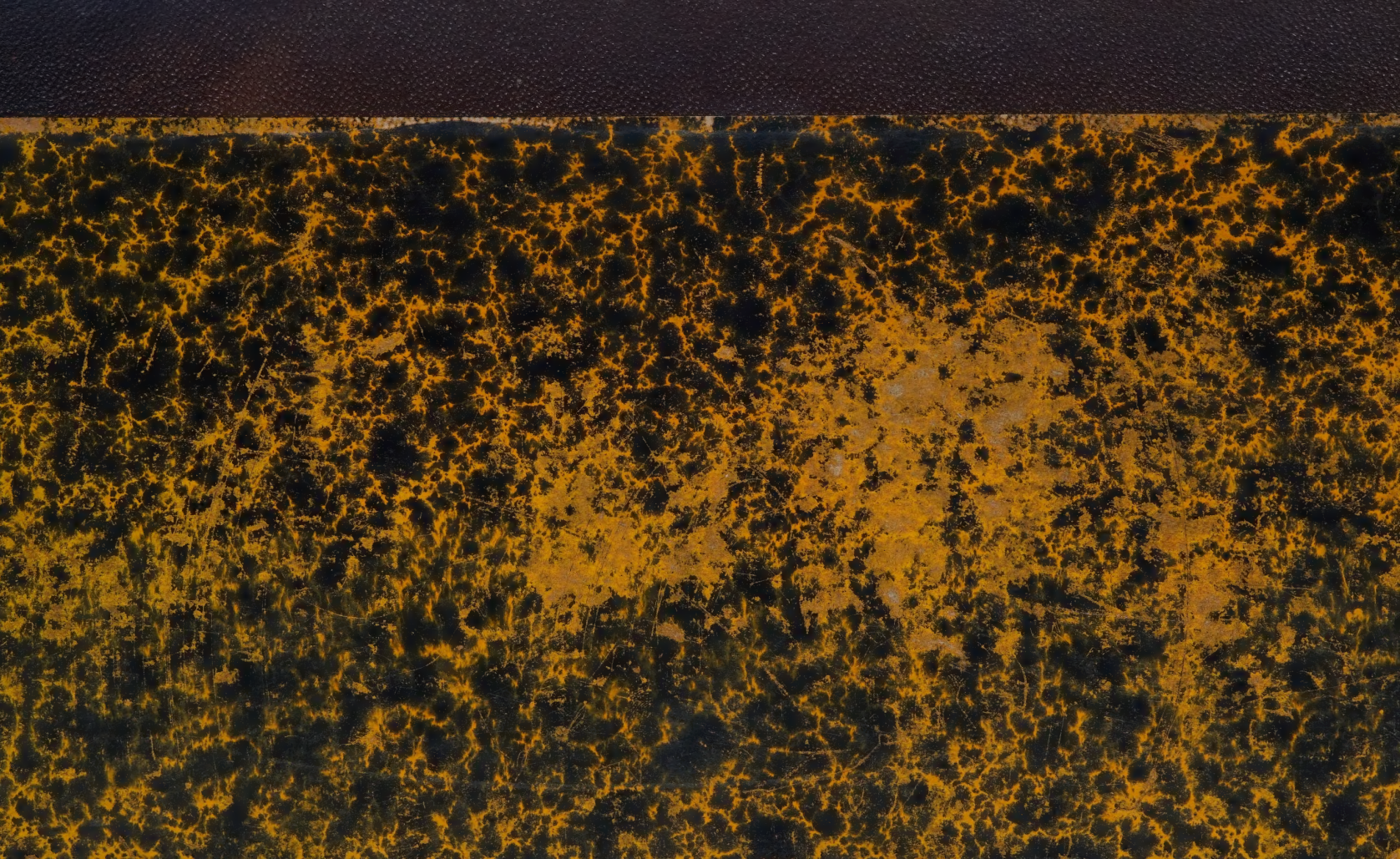
174390 Biol.

Author Osborn, Henry Fairfield O.

Title L'origine et l'évolution de la vie.

DATE. NAME OF BORROWER.

University of Toronto Library

DO NOT REMOVE THE CARD FROM THIS POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU